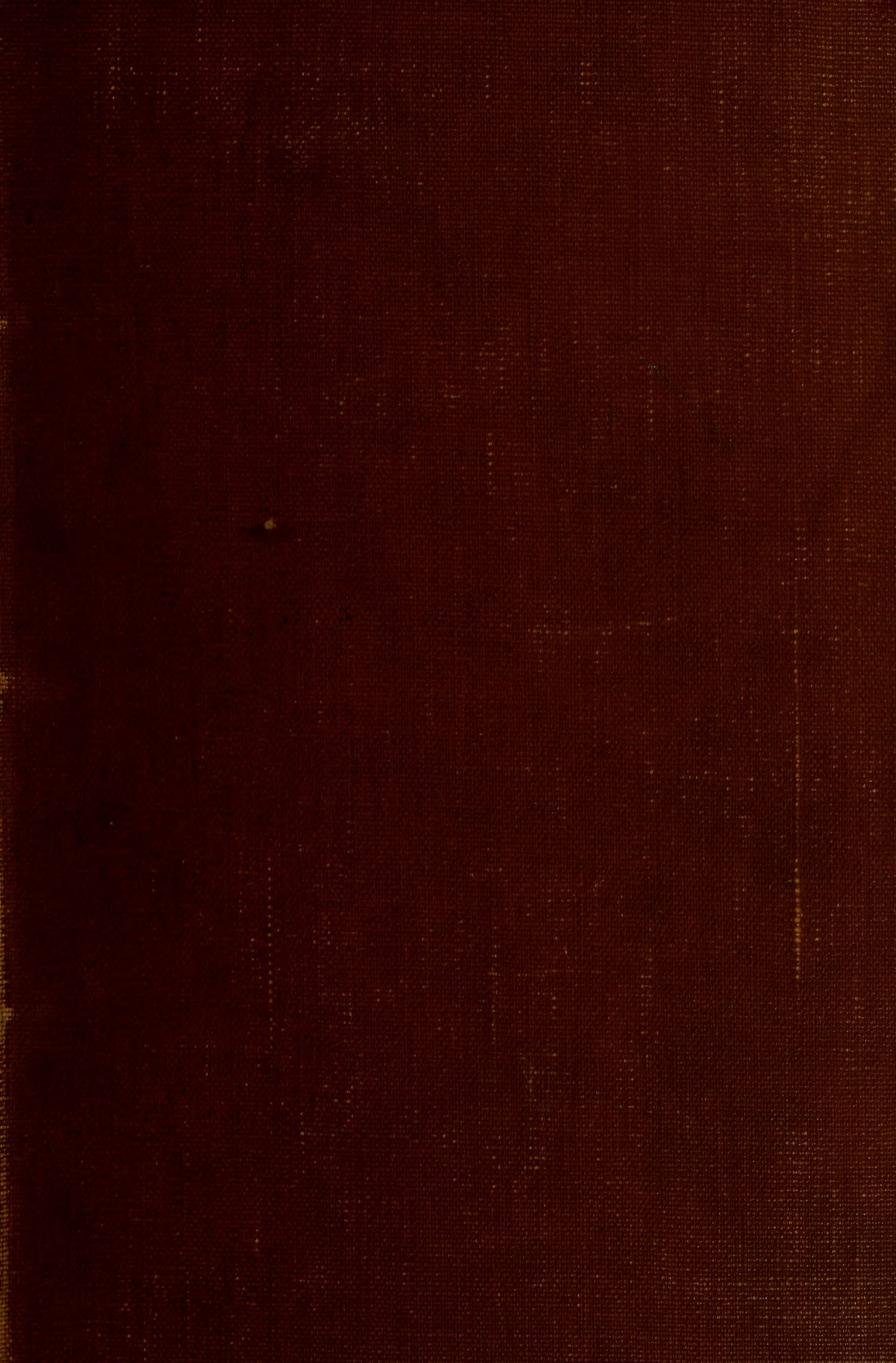
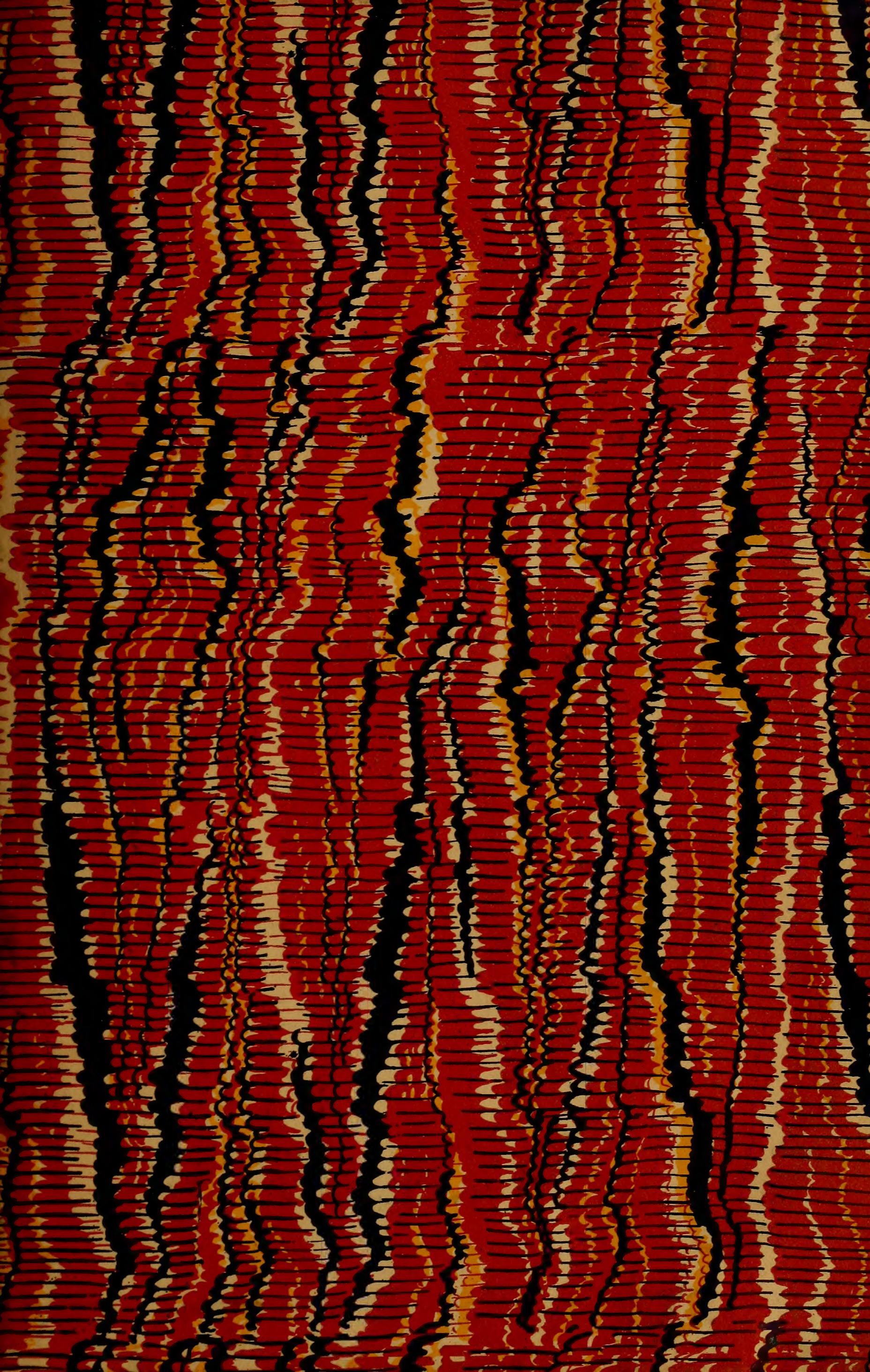


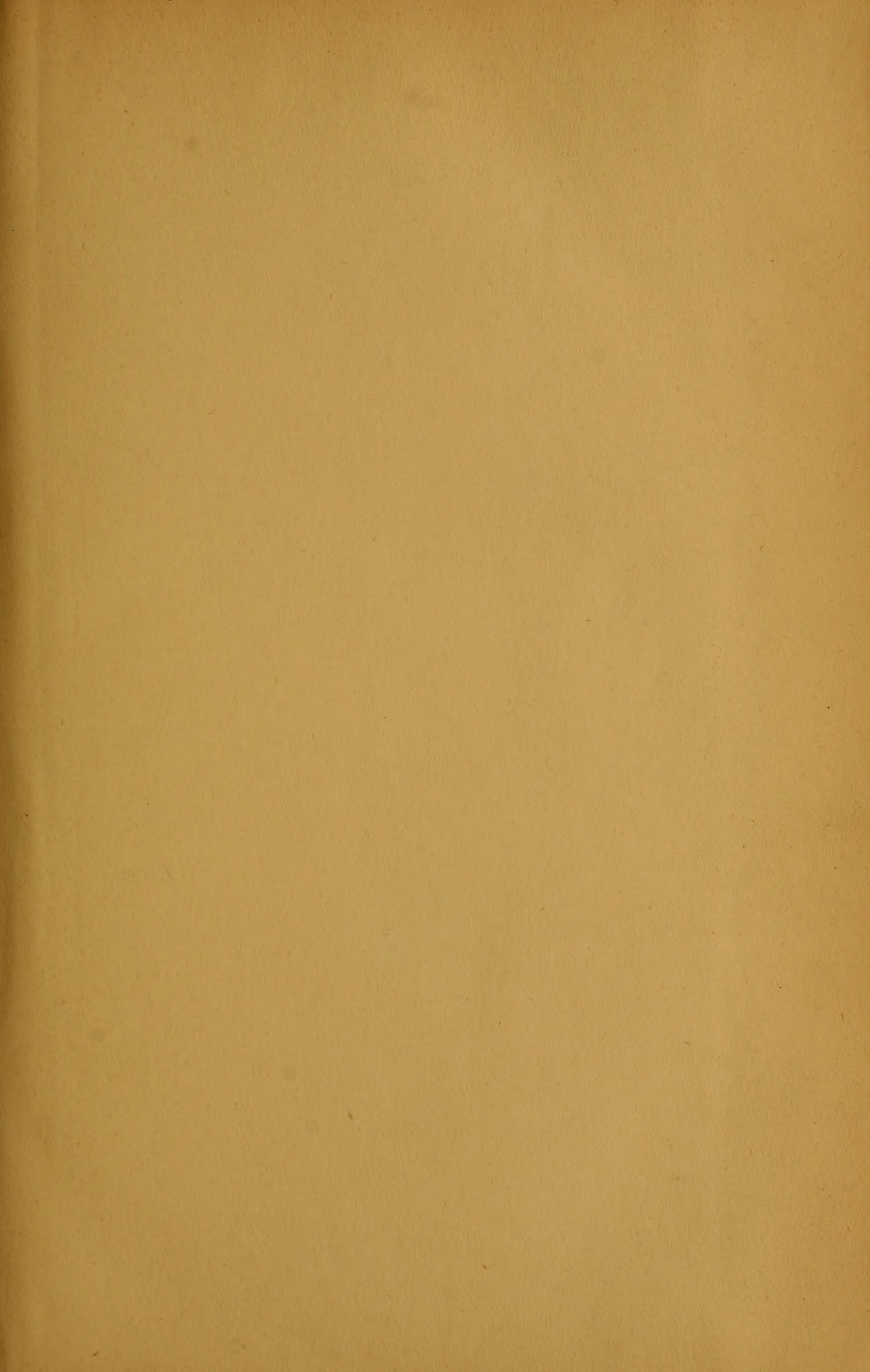














Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit

Von

Othenio Abel

o. ö. Professor der Paläobiologie an der Universität Wien

Mit 1 farbigen Titelbild und 507 Abbildungen im Text





Jena
Verlag von Gustav Fischer
1922

Herrn Charles D. Walcott
in größter Hochschätzung
Othenio Abel.

Wien, den 12. Juni 1922.





Aquarell im Paläobiologischen Lehrapparat der Universität Wien.

Lebensbild an der Steilküste des mediterranen Miozänmeeres des Wiener Beckens:

Eine „Schule“ langschnauziger Zahnwale (Cyrtodelphis sulcatus, Gerv.), von einem Riesenhai (Carcharodon megalodon, Ag.) überfallen.

Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit

Von

Othenio Abel

o. ö. Professor der Paläobiologie an der Universität Wien

Mit 1 farbigen Titelbild und 507 Abbildungen im Text



Jena
Verlag von Gustav Fischer
1922

Vorwort.

Das Tierleben der Vorwelt nicht nur in seinen Einzelgestalten, sondern in seiner Gesamtheit, als Lebensbild im Rahmen seiner einstigen Umwelt, dem Verständnisse näher zu bringen, ist eines der wichtigsten Ziele der Paläobiologie.

Freilich fallen die ersten Versuche, die vorzeitlichen Tiere in ihren Lebensäußerungen, ihrer Körperform, Körperhaltung und Bewegungsart wieder auferstehen zu lassen und „ideale geologische Landschaftsbilder" mit ihnen zu bevölkern, schon in die Zeit der Kindheitsjahre der Paläontologie; in verschiedenen, meist für einen weiteren Leserkreis bestimmt gewesenen Schriften sind schon in der ersten Hälfte des neunzehnten Jahrhunderts Rekonstruktionen fossiler Faunen und Floren veröffentlicht worden, die allerdings einer tiefer eindringenden wissenschaftlichen Kritik schon seit langem nicht mehr standzuhalten vermögen.

Der dilettantenhafte Charakter, der fast allen Rekonstruktionen von Lebensbildern aus der Vorzeit der Erdgeschichte anhaftete, die aus dem ersten halben Jahrhundert der Entwicklung der Paläontologie stammen, ist größtenteils Schuld daran, daß in wissenschaftlichen Kreisen derartige Versuche meist mit einem mehr oder weniger nachsichtigen Lächeln zu den anderen dilettantenhaften Spekulationen über das Leben der vorzeitlichen Tiere gelegt und nicht ernsthaft diskutiert wurden. Noch heute ist aber nicht nur in den der Paläozoologie fernerstehenden Kreisen, sondern auch bei den Vertretern näher verwandter Forschungsrichtungen vielfach die unrichtige Ansicht verbreitet, daß derartige Lebensbilder aus vergangenen Zeiten der Erdgeschichte kaum etwas anderes als phantastische Spekulationen darstellen, die keinen Anspruch auf wissenschaftliche Beurteilung erheben können, weil die fossilen Überreste zu dürftig seien, um aus ihnen sichere Anhaltspunkte für die Rekonstruktion vorzeitlicher Lebensbilder gewinnen zu können.

Vielfach trägt jedoch an dieser geringschätzenden Beurteilung solcher Rekonstruktionsversuche der Umstand Schuld, daß bei allen bisher vorliegenden Versuchen, Lebensbilder aus der Tierwelt der

Vorzeit zu schildern, der Leser zunächst mit der uns heute völlig fremd gewordenen Tierwelt des älteren Paläozoikums bekannt gemacht wird und daß, von hier aus in immer jüngere Formationen der Erdgeschichte aufsteigend, erst allmählich bekanntere Züge in den Bildern auftauchen, bis in den Lebensbildern aus der Eiszeit Verhältnisse dem Leser vor Augen geführt werden, die sich zum Teile noch bis in die Gegenwart verfolgen lassen.

Es erscheint mir jedoch bei einem solchen Versuche, weiteren Kreisen die Wege zu zeigen, auf denen wir zu der Rekonstruktion vorzeitlicher Lebensbilder gelangen, ganz unerläßlich, vom Bekannten auszugehen und von hier aus immer tiefer in die Vergangenheit hinabzusteigen. Daher muß bei einem Versuche, einige besonders wichtige Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit wieder vor unseren Augen auferstehen zu lassen, mit der Darstellung eines solchen aus relativ junger Zeit, also aus der Eiszeit, begonnen und von hier aus langsam in ältere Formationen zurückgegangen werden. Dieser Weg ist, wie mir scheint, in methodischer Beziehung der einzig richtige und es dürfte bei seiner Verfolgung den Bemühungen, in das Leben der vorzeitlichen Tiere und in ihre Beziehungen zur einstigen Umwelt einen Einblick zu gewinnen, der Charakter einer unwissenschaftlichen Spekulation fast zur Gänze genommen werden.

Auf diesem Wege ist es auch leicht möglich, die wissenschaftlichen Methoden darzulegen, die uns eine Rekonstruktion vorzeitlicher Lebensbilder gestatten. Von der lebenden Tierwelt und ihrer Umwelt ausgehend, fällt es uns nicht allzu schwer, auf dem Wege von Analogieschlüssen ein Lebensbild aus der Eiszeit Mitteleuropas zu zeichnen; Vergleiche mit der heutigen Tierwelt Afrikas gestatten uns die Rekonstruktion eines Lebensbildes der unterpliozänen Pikermifauna; die Kenntnis des Tierlebens des indomalayischen Archipels und der Tierwelt des Mittelmeeres ermöglicht es uns, das Tierleben der Braunkohlensümpfe der Miozänzeit Österreichs und die Tierwelt des Miozänmeeres, das das Wiener Becken erfüllte, mit sichereren Strichen zu zeichnen, als wenn uns derartige Anknüpfungspunkte in der Gegenwart vollständig fehlen würden.

Je weiter wir aber in der Erdgeschichte zurückgehen, desto spärlicher werden die Vergleichsmöglichkeiten mit den Verhältnissen der Gegenwart. Fremdartige, längst erloschene oder seither bis zur Unkenntlichkeit umgeformte Typen treten uns entgegen und immer seltener werden die Formen, die uns als alte Bekannte aus der lebenden Tierwelt vertraut sind.

Bei den Versuchen, Lebensbilder aus weiter zurückliegenden Zeiten der Erdgeschichte wieder vor unseren Augen auferstehen zu lassen, muß uns vor allem die paläobiologische Untersuchungsmethode

den Weg weisen. Tritt uns in älteren Formationen eine durchaus fremdartige Type entgegen, so müssen wir es versuchen, auf dem Wege der paläobiologischen Analyse eine Antwort auf die Frage nach ihrer Lebensweise zu finden und nicht nur die Körperform und die Körperhaltung des betreffenden Tieres, sondern auch seine Beziehungen zur einstigen Umwelt, seine Nahrungsweise, seinen Aufenthaltsort und seine Bewegungsart zu ermitteln.

Es erscheint also als eine unbedingte Notwendigkeit, denjenigen, der sich über die Grundlagen der wissenschaftlichen Rekonstruktion vorzeitlicher Lebensbilder ein selbständiges Urteil zu bilden wünscht, mit den Methoden der paläobiologischen Forschung so weit als möglich vertraut zu machen. Wird dem Leser offen und ehrlich dargelegt, welcher Art das Material ist, auf dem sich die Analogieschlüsse des Paläobiologen aufbauen und vermag er selbst ein Urteil über die Methodik der Schlußfolgerungen zu gewinnen, die zur Rekonstruktion eines vorzeitlichen Lebensbildes führen, so wird der noch heute vielfach verbreiteten Meinung, daß es sich bei diesen oft sehr mühevollen Versuchen um phantastische Spekulationen ohne tieferen wissenschaftlichen Wert handelt, der Boden entzogen und diese Versuche richtiger eingeschätzt werden.

Mit voller Absicht habe ich die Auswahl der zehn Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit so getroffen, daß ich die Besprechung mit einem Lebensbild aus der Permzeit Südafrikas zum Abschlusse bringe. Konnten wir noch aus der Juraformation mehrere Lebensbilder zu skizzieren versuchen, so scheitern diese Bemühungen immer häufiger, je weiter wir uns von der Gegenwart entfernen und es würde die Rekonstruktion eines Lebensbildes aus der Triasformation auf so unsicheren Grundlagen aufgebaut sein, daß wir einstweilen nicht imstande sind, ein solches Bild aus der Trias in halbwegs sicheren Strichen zu zeichnen. Die besonders in den letzten Jahren durchgeführten wichtigen Untersuchungen über die Geologie der Karrooformation und die Vertiefung unserer Kenntnisse über den Bau der permischen Reptilien der Beaufortschichten Südafrikas hat es jedoch ermöglicht, als Abschluß dieser mit der Eiszeit Mitteleuropas beginnenden Reihe von Lebensbildern noch eines aus jener weit zurückliegenden Zeit anzufügen, in die wir die Entstehung des Säugetierstammes aus Reptilien verlegen. Der Vergleich der Darstellung des ersten Lebensbildes mit dem zehnten wird zeigen, auf welchen Wegen allein wir hoffen dürfen, zu klareren Vorstellungen über das Tierleben längst vergangener Zeiten der Erdgeschichte zu gelangen. Würden wir jedoch noch weiter in die Vergangenheit zurückgehen, so würden sich die Ergebnisse unserer Bemühungen, greifbarere Vorstellungen zu gewinnen, nur in ganz nebelhaften Um-

rissen darstellen. Endlich schien mir auch die Besprechung des Lebensbildes aus der Permzeit Südafrikas deshalb einer besonderen Berücksichtigung wert zu sein, weil dasselbe ebenso wie das erste an eine große Vereisungsperiode anknüpft und dadurch der Gegensatz zwischen dem ersten und dem letzten besprochenen „Lebensbild" viel deutlicher hervortritt, als wenn ich die Darstellung eines Lebensbildes aus den paläozoischen Meeren zum Abschlusse des vorliegenden Versuches gewählt hätte, die Methoden bei der Rekonstruktion vorzeitlicher Lebensbilder klarzulegen. —

Eine große Zahl von Fachgenossen hat mich entweder durch persönliche Mitteilungen unterstützt oder mir Originalabbildungen zur Verfügung gestellt oder für mich Photographien angefertigt. Allen, die es mir durch ihre Mithilfe ermöglichten, die letzten Ergebnisse der Forschung auf dem Gebiete der Paläozoologie für das vorliegende Werk verwerten zu können, sage ich an dieser Stelle meinen wärmsten Dank.

Besonders danke ich Herrn Dr. Kurt Ehrenberg, Assistent am Paläobiologischen Lehrapparat, der mich bei der Korrektur sehr wesentlich unterstützt hat. Professor Dr. L. von Ammon danke ich einige Originalphotographien von Fossilien aus den Plattenkalken Bayerns; Privatdozent Dr. Otto Antonius, Assistent am Paläobiologischen Lehrapparat, stellte mir seine Rekonstruktion des Hipparion zur Verfügung und unterstützte mich durch wertvolle Mitteilungen über fossile Säugetiere; Professor Dr. F. Drevermann überließ mir mehrere Photographien von Originalen des Senckenbergischen Museums zur Reproduktion; Ing. F. Hafferl (Gmunden) fertigte eine größere Zahl von Photographien nach Originalen meines Institutes und des naturhistorischen Staatsmuseums in Wien für dieses Buch an; gleichen Dank schulde ich Professor Dr. H. Joseph (Wien); Dr. Th. Kormos (Budapest) überließ mir eine von ihm angefertigte Photographie eines Aufschlusses der Säugetierschichten von Andriano auf der Insel Samos; Professor Dr. J. Schwertschlager (Eichstätt) verdanke ich viele wertvolle persönliche Mitteilungen sowie mehrere Photographien und Skizzen, die mich in den Stand setzten, eine neue Rekonstruktion von Aeger tipularius durchzuführen. Professor Dr. F. Vierhapper stellte die Originalaufnahmen von Conioselinum tartaricum zur Verfügung. —

Die Literaturnachweise habe ich am Schlusse jedes Kapitels, mit genauen Hinweisen auf die betreffenden Textstellen, zusammengestellt. —

Gewiß hätte die Zahl der „Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit" noch beträchtlich vermehrt werden können. Es lag mir jedoch viel daran, eine kleinere Zahl solcher Lebensbilder eingehender

zu besprechen, über die ich selbst Untersuchungen angestellt und deren Stätten ich, soweit sie auf dem Boden Europas liegen, selbst kennen zu lernen Gelegenheit gehabt habe. Indessen sind wir aber noch weit davon entfernt, in eine große Zahl solcher Lebensbilder einen genaueren Einblick zu besitzen, da sich die paläobiologische Analyse der fossilen Faunen erst zu einem geringen Teile mit diesen Problemen beschäftigt hat. Nur die Vertiefung und der fortschreitende Ausbau der paläobiologischen Untersuchungsmethode wird auf die vielen neu auftauchenden Probleme, die mit einer Erörterung dieser Fragen zusammenhängen, ein klareres Licht werfen können, als es heute der Fall ist. Diese Untersuchungen werden stets von der Grundlage der genauesten Beobachtung und Erforschung der lebenden Tiere ausgehen müssen, wenn sie nicht in das Fahrwasser unfruchtbarer Spekulationen gelangen sollen, in die sie in früherer Zeit auszuarten pflegten. Dann wird es uns auch hoffentlich möglich sein, den Kreis der „Lebensbilder" auch gegen die älteren Formationen der Erdgeschichte hin schrittweise zu erweitern und den vielen einstweilen nur in dürftigen Fragmenten vorliegenden Lebensbildern immer neue Ergänzungen einzufügen, bis sich die verschiedenen Steinchen und zusammenhanglosen Einzelheiten zu einem geschlossenen Mosaikbilde vereinigen lassen werden.

Wien, den 20. Oktober 1921.

O. Abel.

Inhaltsverzeichnis.

		Seite
I.	In der Lößsteppe von Krems in Niederösterreich	1
II.	In der Buschsteppe von Pikermi in Attika zur unteren Pliozänzeit	75
III.	Landschaft und Tierleben des Wiener Beckens in der mittleren Miozänzeit	166
IV.	Am Bridgersee zwischen den Vulkanen von Wyoming in der mittleren Eozänzeit	251
V.	Das Niobrarameer der oberen Kreideformation Nordamerikas	299
VI.	In den Sumpfwäldern Belgiens zur unteren Kreidezeit	348
VII.	Das Tierleben am Atlantosaurusstrome in Nordamerika und am Tendagurudelta in Ostafrika während der unteren Kreidezeit und oberen Jurazeit	405
VIII.	Am Strande von Solnhofen in Bayern in der Oberjurazeit	452
IX.	In der Holzmadener Bucht des süddeutschen Liasmeeres	525
X.	In den Wüstengebieten der südafrikanischen Karroo zur Permzeit	563
Sachregister		608
Autorenregister		640

I. In der Lößsteppe von Krems in Niederösterreich.

In enger, tief eingeschnittener Schlucht durchbricht die Donau zwischen Melk und Krems in der „Wachau“ die kristallinischen Gesteine des bojischen Massivs, nur einen schmalen Raum für die Straßen an beiden Ufern und die Bahnlinie am Gehänge des linken Ufers freilassend. Wo sich das Tal ein wenig weitet, ragen Lößwände empor, in denen die Zeugen eines reichen Tierlebens aus der letzten Eiszeit begraben liegen, das die nomadisierenden Jägervölker in Scharen in dieses Gebiet lockte. Schon vor langer Zeit ist im Löß von Aggsbach eine paläolithische Kulturschichte entdeckt worden; die Lößwände ziehen sich gegenüber der Ruine Aggstein dem Gehänge entlang und bergen in der Gegend von Willendorf reiche Schätze an paläolithischen Artefakten und Tierresten, namentlich des Mammuts. Unweit der Stelle, wo die Donau das landschaftlich reizvolle Durchbruchstal verläßt und die lößbedeckten Gehänge vom Strome zurücktreten, ist eine weitere Fundstelle schon vor Jahrhunderten erschlossen worden. Der älteste Bericht über die vorzeitlichen Tierfunde im Löß von Krems findet sich im „Theatrum Europaeum“ MERIANS (V. Band, 1647, p. 639) und lautet:

„Im Jahr 1645 umb Martini, bey Schwedischer Inhabung der Stat Crembs in Österreich, als selbige Völcker, neben anderer Bevestigung, auch oben dem Berg, in der Laimstetten, umb den alten dicken Thurn, eine Retirada mit Wercken anlegten, und aber das vom Berg herabfließende Regenwasser ihnen an solchem Vorhaben Schaden bringen wolte, dahero einen Graben oder Abtrager führen müssen; hat sich begeben, daß sie im Graben ungefehr 3. oder 4. Klaffter tief unter der Erden, in einem gelblichten, umb und umb, von Verfäulung des Fleisches, etwas schwarzlecht angedüngeten Grund, einen ungehewren großen Riesen-Cörper gefunden, daran zwar in der Arbeit, ehe man es für einen Cörper erkennen mögen, der Kopff, und mehrenteils Gebeine zerhackt und zertrümmert, weil alles von Alter und Verfäulung gantz mürb, vermodert, und leichtlich zu brechen gewesen, dannoch aber viel Glieder, so von gelehrten und erfahrenen Leuten in Augenschein genommen, und für Menschen-

bein erkennet worden, gantz heraussgebracht, verführet, hin und wider in Antiquaria verehret, auch nach Schweden und Polen verschickt worden, also, daß das wenigste, außer einem Schulterblat, in welchem das Grüblein oder Pfanne so groß, daß es eine Carthaunen-Kugel wohl fassen mag: Zween der allerhindersten, sampt einem Stockzahn, deren dieser bey 5. Pfunden schwär, etlichen Kästen und Körblein voll Getrümmer von der Hirnschalen und gebrochenen Gliedern, in Crembs verblieben, so oben am Berg in der Jesuiten Kirchen neuerbawten Oratorio behalten, und gezeiget. Beneben berichtet wird, daß man in dem Graben noch zween andere Riesen-Cörper, doch etwas kleiner, angetroffen, weil aber mit Graben weiters

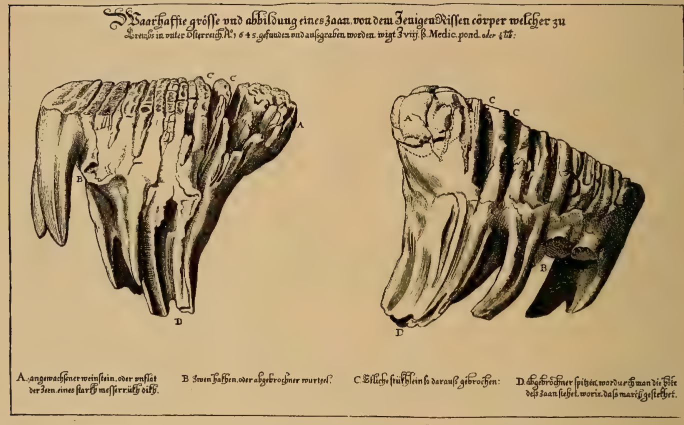


Fig. 1. Mammutmolar, gefunden Anfangs November 1645 am Hundssteige bei Krems in Niederösterreich anläßlich der von den Schweden unter Torstenson ausgeführten Verschanzungsarbeiten. Nach der Auflösung des Jesuitenkollegiums in Krems unter Josef II. wurde dieser Zahn im Jahre 1772 in die Sammlungen des Benediktinerstiftes zu Kremsmünster gebracht, wo er sich heute befindet (verkleinert). (Aus J. P. Lotichius, in M. Merian: Theatrum Europaeum, V. Teil, Frankfurt a. M., 1647.)

nicht, als die Notturft der Bevestigung erfordert, verfahren worden, habe man solche in der Dicke des Erdrichs stecken lassen."

„Die eigentliche Größe vorgedachten Cörpers ist unglaublich, dann der Kopff allein einer runden zimlichen Tafel groß, die Arm eines Manns dick geachtet worden, auch auss beykommendem Abriß eines Zahns (Fig. 1), wie auch eines andern von 5 und ein halb Pfund schwär, so der Röm. Käyserl. Majest. nach Wien verehret worden, ein Kunstverständiger die übrigen Glieder dess Leibs, samt der völligen Länge dess Cörpers, leichtlich ermessen mag: Ingleichem ist auch ein Zahn in die S. Nicolai Kirchen zu Passaw und ein anderer denen Prediger München zu Steyer verehret worden."

Daß die gewaltigen Knochen und Zähne aus dem Löß von Krems, die nach dem allgemeinen Glauben der damaligen Zeit riesenhaften Menschen zugeschrieben wurden, nicht von solchen, sondern von Elefanten stammen, hat zuerst Dr. Franz E. Brückmann 1729 nachgewiesen. Erst viel später hat man aber erkannt, daß es sich nicht etwa um Reste der noch lebenden Elefantenarten handelte, sondern um die Überbleibsel eines ausgestorbenen Rüsseltiers, das nach der in Sibirien für die im Bodeneis gefundenen Leichen gebräuchlichen Bezeichnung „Mammont“ oder „Mammut“ den letzteren Namen erhielt.

Mit dem Mammut, diesem Charaktertier der europäischen Eiszeit (Fig. 2), dessen Reste in Krems bei den Abgrabungen am

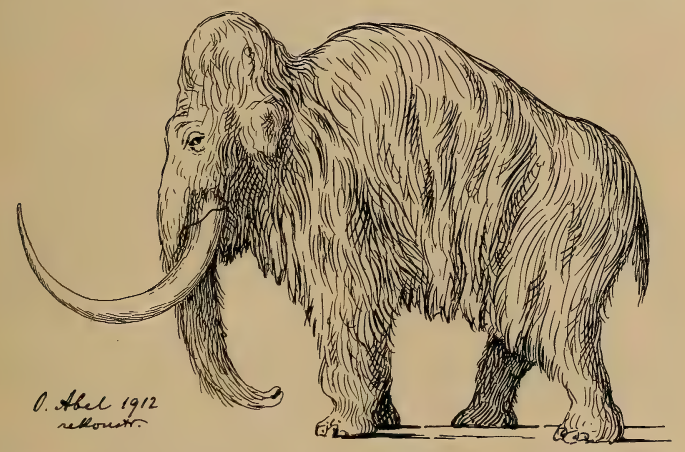


Fig. 2. Rekonstruktion des Mammuts (Elephas primigenius Blum.) auf Grundlage der sibirischen Funde und der geritzten oder gemalten Zeichnungen des paläolithischen Menschen aus der Magdalénienzeit Frankreichs sowie einer Skulptur aus der Solutréenzeit Mährens usw. Die Stoßzahnkrümmung ist hier so dargestellt, wie sie an den meisten mitteleuropäischen Funden zu beobachten ist. (Nach O. Abel, 1912.)

Lößgehänge oberhalb des Hundssteiges in gewaltigen Mengen zum Vorschein gekommen sind, haben noch zahlreiche andere größere Säugetiere in diesem Gebiet gelebt, das einen reichen Jagdgrund des Eiszeitmenschen bildete. Ist auch von manchen anderen paläolithischen Stationen eine reichere Auswahl fossiler Säugetiere bekannt geworden, so ist doch eine eingehendere Schilderung der Tierwelt dieses Gebietes während der späteren Eiszeit aus dem Grunde von besonderem Interesse, weil uns hier vielleicht eher wie an anderen Orten eine Rekonstruktion des Lebensbildes gelingen dürfte, das wir aus den erhaltenen Resten der Tierwelt und der

Artefakte des Paläolithikums wieder vor unseren Augen auferstehen lassen können.

Die Fundstelle der Tierreste und der menschlichen Artefakte (1) liegt im Nordwesten der Stadt Krems (Fig. 3), etwas nördlich von der Stelle, an der die Schweden im Jahre 1645 die ersten Mammutreste entdeckten, im Löß, der in beträchtlicher Mächtigkeit das Gehänge überdeckt und stellenweise in fast senkrecht abstürzenden Wänden ungefähr 25 m hoch auf den Gneiß hinaufgeweht erscheint. Als im Jahre 1893 mit dem Abbau des Lösses begonnen wurde, um Material zur Aufschüttung eines Überschwemmungsdammes zu gewinnen, kamen neben zahlreichen großen Säugetierknochen viele, durch Feuer verfärbte Rollsteine und zahlreiche Steinwerkzeuge zum Vorschein. Die Stelle, wo die erste Brandschichte aufgeschlossen wurde, die durch Asche, Kohlenmulm, Holzkohle und angebrannte Knochenstücke kenntlich war, lag etwa 90 m von dem Platze entfernt, an dem die Schweden die Mammutknochen entdeckt hatten. Die Fortsetzung der Grabungen im Jahre 1898 und 1899 erschloß eine weitere Reihe von Feuerstellen, die sich etwa 8 m unter der Humusschichte befanden und nun beim stufenförmigen Abbau der Lößwand immer höher an der Wand hinaufrückten, so daß die Zone der Feuerstellen, die als eine dünne, mehrfach unterbrochene, schwarze Linie den Löß durchzog, schließlich ziemlich hoch über der Sohle der Lehmgrube lag und dort nach Einstellung der Abgrabungen noch heute sichtbar ist.

Die Feuerstellen nehmen einen verhältnismäßig großen Raum ein; sie zogen sich, soweit sie bisher verfolgt worden sind, in der Richtung von Südosten nach Nordwesten dem Gehänge in einer Länge von über 80 m hinan und da ihre Spuren noch jetzt in der Lößwand sichtbar sind, so hat ihre Erstreckung jedenfalls noch weiter bergauf gereicht. Deutlich war eine größere, zentral gelegene Feuerstelle, der Hauptbrandplatz des Lagers, zu erkennen; überall lagen zwischen den im Feuer gerösteten und daher verfärbten größeren Steinen zerbrochene große Knochen des Mammuts mit zahlreichen Brandspuren, dazwischen viele kleinere Knochen und Knochensplitter, neben ihnen Steinwerkzeuge in großer Zahl. Bis jetzt dürften weit über 20000 Artefakte an dieser Stelle gefunden worden sein.

Diese große Feuerstelle war von einem Kranz kleinerer Feuerplätze bogenförmig umsäumt, die nach J. Strobl und H. Obermaier „nicht zur Bereitung des Mahles gedient haben dürften, sondern an denen wohl gearbeitet wurde. Denn hier hauptsächlich fanden sich die Schlagsteine, Gerölle von schönen Silexarten, Nuclei und besonders die kleinen, fein gearbeiteten Artefakte, manchmal eine

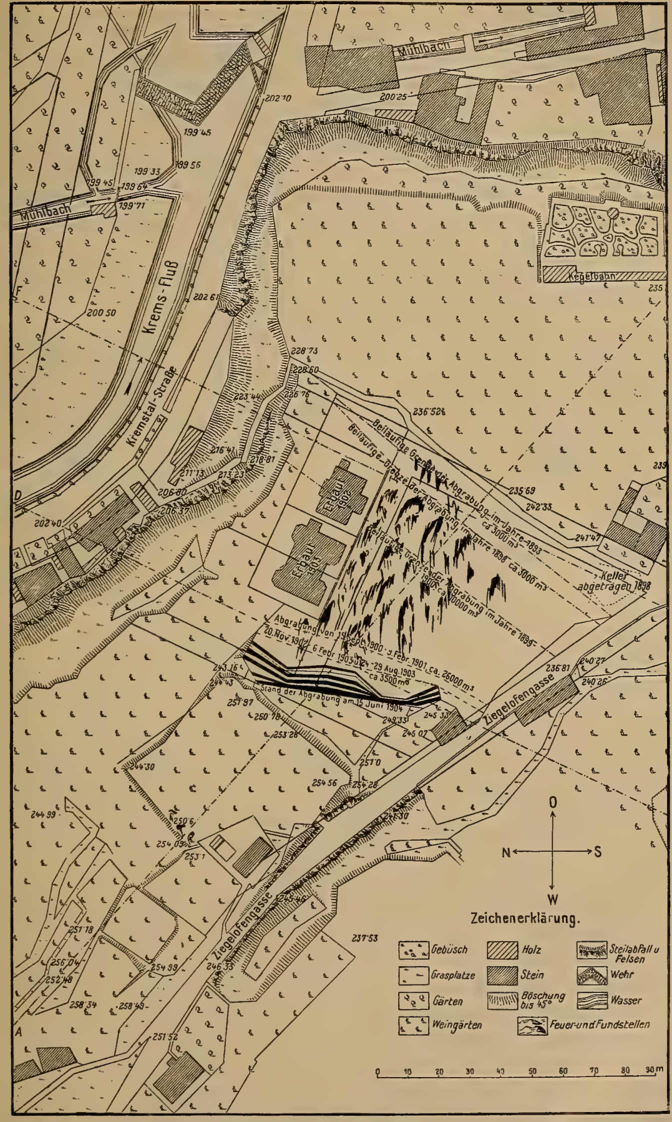


Fig. 3. Karte der Aurignacienstation am Hundssteige bei Krems in Niederösterreich. (Nach J. STROBL.)

ganze Kollektion von Pfriemen und Spitzen aus schönfarbigen Silices ohne Gebrauchsspuren. Vielleicht wollten die diluvialen Künstler im Steinspalten und Retouchieren bei ihrer sorgfältigen Arbeit ungestört von dem lebhaften Treiben am Herdfeuer bleiben?"

Auffallende Begleitfunde der Knochen und Artefakte an den Feuerplätzen sind die häufig auftretenden Rötelknollen und zu Kreide gebrannten Mergelstückchen, die jedenfalls ortsfremd sind; die paläolithischen Jäger scheinen sich, wie aus diesen Funden zu schließen ist, ihren Körper bemalt zu haben. Neben diesen Farbknollen wurden wiederholt durchbohrte Schneckengehäuse gefunden, die zweifellos an einer Schnur gereiht waren und wohl als Halsschmuck gedient haben dürften, so wie dies auch in der Höhle von Crô-



Fig. 4. Schmuck aus durchbohrten Schneckengehäusen, gefunden in der paläolithischen Kulturschichte (Aurignacien) des Hundssteiges bei Krems in Niederösterreich. Am häufigsten sind Gehäuse der mediterranen Cyclonassa neritea (*1*) gefunden worden (rezent); *2* Vivipara (aus dem Pliozän am Plattensee in Ungarn?); *3* Melanopsis vindobonensis Fuchs (unteres Pliozän, wahrscheinlich aus dem Wiener Becken); *4* Nassa (Miozän des Wiener Beckens); *5* Lithoglyphus naticoides Fér. (Fundort Thüringen und Umgebung von Berlin, aber auch im ungarischen Diluvium; möglicherweise Lokalform). (Nach O. VON TROLL, umgezeichnet).

Magnon in Frankreich festgestellt worden ist; auch die Leichen von Mentone trugen reichen Muschelschmuck. Wie aus den Bestimmungen von O. VON TROLL hervorgeht, verteilen sich die bisher aufgefundenen, durchbohrten Schneckengehäuse der Station von Krems auf 11 Arten (2). Die Schalen von Neritina danubialis Pfr. stammen wohl ebenso wie die von Lithoglyphus naticoides Fér. (Fig. 4, *5*) aus dem nahen Donaustrom, wo die erste noch heute häufig ist; drei Arten (Cyclonassa neritea L., Fig. 4, *1*; Clanculus corallinus Gmel. und Columbella rustica L.) stammen dagegen sicher aus dem Mittelmeer; nicht weniger als fünf Arten (Melanopsis vindobonensis

Fuchs, Fig. 4, *3*; Nassa spec., Fig. 4, *4*; Melanopsis pygmaea Partsch; Melanopsis Bouéi Fér.; Vivipara spec., Fig. 4, *2*) sind in den Tertiärbildungen Österreich-Ungarns nachgewiesen worden. Es ist hiermit der Beweis geliefert, daß schon der paläolithische Mensch den fossilen Tierresten seine Aufmerksamkeit schenkte, und daß diese Vorliebe nicht vereinzelt blieb, beweist u. a. eine aus der LaTène-Zeit stammende, in Bernburg in Thüringen entdeckte Sammlung fossiler Konchylien, die ein prähistorischer Sammler angelegt hatte und die ihm als besonderer Wertgegenstand in das Grab mitgegeben wurde. Auch hier sind es tertiäre Konchylien gewesen, die den Sammlersinn reizten, denn unter den 58 Arten, die nur in 1—2 Exemplaren vertreten sind, fanden sich nur zwei rezente Mittelmeerarten, während die übrigen aus dem oligozänen Septarienton von Bernburg stammen, wie O. MERKEL gezeigt hat.

Die Gesteinssorten, welche den paläolithischen Jägern das Material für die Herstellung ihrer primitiven Werkzeuge lieferten, wurden von ihnen wahrscheinlich am Donauufer oder in den Schottern der Umgebung gesammelt. Sehr auffallend ist das Vorhandensein zahlreicher zersprungener Feuersteingerölle in der Brandschichte; es scheint, daß die Zerkleinerung der größeren Quarzknollen und Gerölle derart erfolgte, daß die Steine im Feuer erhitzt und dann vielleicht durch Begießen mit kaltem Wasser zum Zerspringen gebracht wurden.

Unter den Werkzeugen, die fast durchgehend ein Gepräge wie die Artefakte des Aurignacientyps aufweisen, fällt die große Zahl von einfachen „Klingen“ und „Kratzern“ aus Quarzmaterial auf. Dagegen sind nur ganz vereinzelt Funde von Pfriemen aus Knochen und Elfenbein gemacht worden. Nach den Untersuchungen von H. OBERMAIER entspricht die Kulturstufe der Funde von Krems dem älteren Aurignacien und stellt den bisher reichsten Fundplatz dieser Stufe des Paläolithikums in Österreich dar (Fig. 5).

Daß die paläolithischen Jäger von Krems die Mammute, deren Reste in so großer Zahl in der unmittelbaren Umgebung der Feuerstellen oder in diesen selbst gefunden worden sind, verzehrt haben, ist wohl als sicher anzunehmen. Hingegen ist die Frage aufzuwerfen, ob und wie sie diese gewaltigen Tiere erlegen konnten, da ihnen offenbar nur höchst primitive Waffen zu Gebote standen. Die kleineren Tiere, welche die Jagdbeute ausmachten, wie Hirsch, Gemse, Steinbock, Moschusochs, Schneehase, Schneehuhn usw. konnte der Jäger wohl beschleichen und erlegen, aber die großen Wildformen wie Mammut, Höhlenlöwe, Nashorn und Auerochs, ebenso vielleicht auch das größere der beiden Wildpferde, dürften in der Zeit des Aurignacien kaum auf freier Wildbahn erlegt worden sein. Erst

viel später hat der Eiszeitmensch seine Beutetiere auch mit schweren Wurfwaffen gejagt.

W. SOERGEL (3) hat (1912) überzeugend dargelegt, daß die Eiszeitjäger die großen Rüsseltiere in Fallgruben gefangen haben müssen, so wie dies von primitiven Jägervölkern Afrikas als Jagdmethode angewendet wird, wenn sie Elefanten zu erlegen trachten. Schon 1911 habe ich anläßlich der Leitung einer von der K. K. Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien veranstalteten Exkursion nach Krems den Nachweis geführt (4), daß der Hundssteig, der heute an den Feuerstellen der paläolithischen Jäger vorbei und dann mit



Fig. 5. Feuersteinwerkzeuge und -Waffen aus dem Löß des Hundssteiges bei Krems in Niederösterreich (Aurignacien-Kultur). Ungefähr $^{5}/_{7}$ der natürlichen Größe. (Nach H. OBERMAIER, umgezeichnet.)

steilem Gefälle über den Felsenhang hinab in das Kremstal führt, allen Anforderungen eines Wildwechsels entspricht; es ist dies noch heute die einzige Stelle, wo ein Abstieg über den Steilhang in das Tal hinab möglich ist und dieses Gebiet hat sich seit sehr langer Zeit kaum wesentlich verändert. Daß nun die Mammutreste gerade vor diesem Einstieg in das felsige Gehänge liegen, scheint den klaren Beweis zu erbringen, daß die paläolithischen Jäger die Mammute an dieser Stelle in Fallgruben gefangen, durch Steinwürfe getötet und dann an Ort und Stelle gebraten und verzehrt haben.

Die enorm reiche Ausbeute an Werkzeugen sowie das ganze Bild dieser Kulturstätte spricht sicher dafür, daß sich der Aufenthalt des Jägervolkes an dieser Stelle über einen längeren Zeitraum erstreckte. Auch ist es keineswegs wahrscheinlich, daß die verschiedenen großen Wildformen, die sich an den Feuerstellen vorgefunden haben, gleichzeitig mit den Mammuten an einem Jagdtage in Fallgruben gefangen wurden. Es scheint, daß diese Jagdmethode wiederholt zur Anwendung gelangt ist. Dies kann nur durch folgende Annahme erklärt werden.

Die an Zahl gewiß nicht kleine Jägerhorde wird die Tiere nicht auf freier Wildbahn in den Fallgruben gefangen, sondern in die Fallgruben getrieben haben. Ob das Abbrennen des Steppengrases, das die Gehänge oberhalb der heutigen Stadt überzog, die Tiere zur Flucht gegen das Kremstal trieb oder ob die Treibjagd ohne dieses Hilfsmittel durchgeführt wurde, entzieht sich der Beurteilung; nur durch eine großangelegte Treibjagd war es aber möglich, Tiere wie den Höhlenlöwen, das wollhaarige Nashorn, das große und kleine Wildpferd, den Auerochsen und den gewaltigen Wisent (Bison priscus) sowie die zahlreichen anderen größeren Tierformen in die Fallgruben zu treiben, deren Aushebung keine Schwierigkeit bereiten konnte, da bereits zur Zeit des Aurignacien eine genügend starke Lößdecke vor dem Einstieg in das Kremstal lag.

Gewinnt so das Lebensbild an der paläolithischen Station von Krems lebhaftere Farben und beginnen wir zu verstehen, welche Gründe die Jägerhorde veranlaßt haben, gerade diese Stelle als Lagerplatz zu wählen, so wollen wir uns nunmehr mit den besonders hervortretenden Vertretern der Tierwelt näher beschäftigen, die dem Paläolithiker von Krems zur Beute fielen.

Das gewaltigste Tier, das zur Zeit der Aurignacienjäger in der Gegend von Krems lebte, war das Mammut (Elephas primigenius Blumenbach).

In Schwaben kommen jährlich im Durchschnitte 15 Individuen (Fig. 6) bei gelegentlichen Grabungen zum Vorschein; unter der Voraussetzung einer gleichen Durchschnittsziffer bis zum Jahre 1700 kommen wir nach den Berechnungen von W. O. DIETRICH zu dem Ergebnisse (5), daß seit diesem Jahre etwa 3000 Elefanten im Diluvium Schwabens gefunden worden sind. In dieser Ziffer sind die Funde des Elephas antiquus (Fig. 7) mitgezählt, die aber weit hinter denen des Elephas primigenius zurückbleiben.

Nach DIETRICH ist aber erst ein verschwindend kleiner Teil der im Erdboden begrabenen Elefantenskelette an das Tageslicht gebracht worden. Nach demselben Forscher ist die Zahl der noch im Boden Schwabens liegenden Mammutindividuen auf ungefähr

100 000 zu schätzen; zum Vergleiche sei darauf hingewiesen, daß in Sibirien seit 250 Jahren nicht weniger als 20 000—25 000 Mammute aufgefunden worden sind, darunter etwa 22 vollständige, in Eis eingefrorene Kadaver. Daß auch an anderen Orten das Mammut außerordentlich häufig war, erhellt aus der Tatsache, daß beim Austernfischen auf der Doggerbank in einem Zeitraum von 13 Jahren über 2000 Mammutmolaren aus dem Meere gezogen wurden, was einer ungefähren Zahl von 500 Individuen entspricht. Aus Österreich und Ungarn sowie aus dem europäischen Rußland liegen keine Ziffern über die auch in diesen Ländern außerordentlich häufigen



Fig. 6. Verteilung der Knochen des Skelettes von Elephas primigenius Blum., auf der Sohle der Sandgrube bei Steinheim an der Murr in Württemberg. Die Knochen waren auf einer Fläche von 25 qm zerstreut und teilweise aus ihrem natürlichen Zusammenhang gerissen. Das Mammut ist wahrscheinlich, schräg auf dem Rücken treibend, an seinen Fundplatz geschwemmt worden, wo es unter wechselnder Wasser- und Sandbedeckung liegen blieb. Als sich die Bänder und Sehnen lösten, fiel das Skelett auseinander und die Knochen wurden nach ihrer Schwere gedreht, zum Teil weggeführt und ein Teil des Skelettes wurde vor weiterer Zerstörung durch Bedeckung mit Kies und Sand geschützt. (Nach W. O. DIETRICH, umgezeichnet.)

Mammutfunde vor, so daß wir keine statistischen Schlüsse auf die Individuenzahl ziehen können.

Geht man, wie dies W. O. DIETRICH getan hat, von der Voraussetzung aus, daß ein Rudel des afrikanischen Elefanten durchschnittlich 60 Stück umfaßt, so kann bei einem Verhältnis von 1 : 6 zwischen Bullen und Kühen und normaler Fortpflanzung eine sechzigköpfige Herde in 40 Jahren auf das Doppelte ihres Bestandes gebracht sein, in 200 Jahren aber etwa eine Stückzahl von über 200 erreichen.

In Afrika gab es vor dem Überhandnehmen der Elefantenschlächterei, die man ganz unberechtigterweise mitunter mit dem Ehrennamen einer Elefantenjagd belegt, etwa 4000000 Elefanten; diese Ziffer ist infolge der sinnlosen Massenschlächterei zum Zwecke der Elfenbeingewinnung sehr rasch zurückgegangen, seit die „Jagd“ mit Feuerwaffen und später mit Dum-Dum-Geschossen betrieben wurde. Im Jahre 1880 wurden jährlich etwa 30000, im Jahre 1900 rund 80000 Elefanten geschlachtet, und wenn diese Ziffern auch nicht mehr weiter ansteigen, sondern sich nur auf dieser Höhe halten, so ist das Aussterben des afrikanischen Elefanten nur eine Frage kurzer Zeit, da der Nachwuchs die Lücken nicht mehr auszufüllen vermag. Legen wir der Berechnung der Stückzahl der lebenden afrikanischen Elefanten die französische Schätzung von 400000 zugrunde, und nehmen wir mit DIETRICH an, daß vor



Fig. 7. Oberer letzter linker Molar von Elephas antiquus, Falconer, aus den Sanden der ersten Zwischeneiszeit von Mosbach bei Wiesbaden, Deutschland. Ungefähr $^{1}/_{3}$ der natürlichen Größe. (Nach W. SOERGEL).

Beginn der Ausrottung durch Feuerwaffen etwa 4000000 Elefanten lebten, so würde dies einer Zahl von rund 60000 Herden entsprechen, die ein Areal von 30000000 qkm bewohnten. Nehmen wir eine gleiche Besiedelungsdichte für Schwaben während der Eiszeit an, so würden in einem Raume von 20000 qkm etwa 40 Herden gleichzeitig gelebt haben.

Im Löß des Hundssteiges bei Krems sind seit 1645 die Reste zahlreicher Individuen des Mammuts gefunden worden; eine Feststellung der Individuenzahl oder selbst eine annähernde Schätzung ist jedoch unmöglich, da die Funde aus der Schwedenzeit in alle Winde verweht und größtenteils verschollen sind und weil fast alle Knochenfunde, die bei den Grabungen 1893—1901 gemacht worden waren, in einem einsturzdrohenden Zimmer eines Gemeindegebäudes untergebracht und durch den in der Tat später eingetretenen Deckeneinsturz des Zimmers fast gänzlich vernichtet wurden. Indessen dürfte die Zahl der bisher an dieser Stelle gefundenen Mammutindividuen kaum 20 erreicht haben, wobei aber die große Zahl

jugendlicher Exemplare auffiel, wie ich bei einer flüchtigen Besichtigung der Funde im Jahre 1900 feststellen konnte. An Reichtum der Stücke kann sich also diese Station nicht im entferntesten mit der von Předmost in Mähren vergleichen, wo die Reste von 800—900 Mammuten gefunden wurden, aber hier sind auch andere Ursachen, und zwar wahrscheinlich Schneestürme, für den Untergang dieser großen Mammutherde verantwortlich zu machen, die lange Zeit hindurch nicht nur als Nahrung des Předmoster Eiszeitmenschen, sondern auch der zahlreichen Wölfe gedient hat, die sich um den Leichenhaufen balgten.

Das Kremser Mammut ist, nach den noch erhaltenen Resten zu schließen, keine so große Rasse wie das Mammut von Steinheim an der Murr in Württemberg gewesen, das alle anderen bisher bekannten Mammutskelette an Schulterhöhe bedeutend übertrifft. W. O. Dietrich gab die Wideristhöhe dieses Skelettes mit 4 m an; sie ist jedoch größer, da sich das Skelett in unnatürlicher Stellung befindet und die Arme und Beine nicht die für alle Proboscidier, Mastodon und Palaeomastodon mit eingeschlossen (nur mit Ausnahme von Moeritherium), bezeichnende Säulenstellung mit luxiertem Ellbogen- und Kniegelenk aufweisen. Bei richtiger Rekonstruktion und natürlicher Gliedmaßenstellung ist die Widerristhöhe des Steinheimer Mammuts fast 4,30 m (im Fleisch), so daß dieses Tier gegenüber dem indischen Elefanten mit durchschnittlicher Widerristhöhe von 2,8 m und selbst gegenüber den größten afrikanischen Elefanten mit 3,5 m Schulterhöhe einen wahrhaft gigantischen Eindruck gemacht haben muß. Die sibirischen Mammute bleiben hinter diesen Zahlen zurück; die Bullen erreichten durchschnittlich 3 m, die Kühe 2,5 m am Widerrist; etwas größer ist die betreffende Durchschnittszahl der mitteleuropäischen Mammute, die mit 3,5 m im Maximum veranschlagt werden darf. Die Kremser Mammute dürften noch unter dieser Zahl geblieben sein. Erwähnt sei, daß die größten bisher bekannten Proboscidier der oberpliozäne Elephas meridionalis und das gleichfalls pliozäne Dinotherium gigantissimum [aus dem Pliozän Rumäniens, aufgestellt im Bukarester Museum (6)] gewesen sind, die 5 m Schulterhöhe erreichten, also bedeutend mehr als die Durchschnittshöhe des Mammuts.

Das Mammut ist wiederholt zeichnerisch rekonstruiert worden. Ein Vergleich der 10 bekannteren Rekonstruktionen, den W. O. Dietrich durchführte, zeigt die bedeutenden Gegensätze in der Auffassung von dem Aussehen dieses Eiszeitelefanten sehr deutlich. Keine dieser paläontologischen Rekonstruktionen bringt jedoch ein für den Habitus des Mammuts sehr wichtiges Merkmal zum Ausdruck, das alle bisher bekannten Zeichnungen und Skulpturen auf-

weisen, die uns von der Hand des Eiszeitmenschen erhalten geblieben sind; dieser Unterschied betrifft das sehr eigentümlich emporsteigende und hoch gewölbte Rückenprofil, das auf sämtlichen paläolithischen Mammutdarstellungen in sehr charakteristischer Form wiedergegeben erscheint.

Die zahlreichen bisher entdeckten Zeichnungen des Mammuts (Fig. 8—12), die der Eiszeitmensch an den Wänden der Grotten

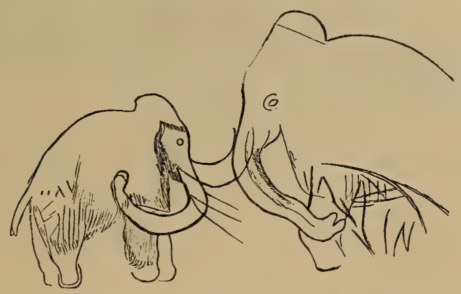


Fig. 8. Primitive Umrißgravüren des Mammuts, aus der Frühmagdalénienzeit, an der Höhlenwand der Grotte von Combarelles in der Dordogne. (Nach H. Breuil).

von La Mouthe, Bernifal, Combarelles, Gargas und Font-de-Gaume in Frankreich hinterließ (7), stellen das Mammut zwar oft in sehr ungelenker Weise dar, bringen aber ohne Ausnahme die charakte-



Fig. 9. Mammutzeichnung, an der Höhlenwand der Galerie des Fresques in der Grotte von Font-de-Gaume eingeritzt und von einer späteren Malerei überdeckt. Magdalénienzeit. (Nach H. Breuil.)

ristische Kopfhaltung mit vertikal abfallender Stirne, die hohe domförmige Wölbung der Schädelkapsel, den Rückenbuckel, vor allem aber die scharfe, im Profil V-förmig verlaufende Einsenkung der Rückenlinie zwischen dem Schädel und dem Fettbuckel zum Ausdruck. Ein sorgfältiger Vergleich der verschiedenen Wandgravie-

rungen und Wandgemälde, die das Mammut entweder einzeln, oder, wie in Font-de-Gaume, in einem ganzen Rudel festgehalten haben, mit den plastischen Darstellungen und Gravierungen des Eiszeitmenschen auf Knochen oder Zahnstücken ergibt dasselbe Resultat. Als wertvolle Ergänzung der Wandzeichnungen sind besonders



Fig. 10. Freskodarstellung einer Mammutherde aus der Galerie des Fresques in der Grotte von Font-de-Gaume, Dordogne. Unter der Malerei befinden sich eingeritzte Umrißzeichnungen der Mammute sowie verschiedener anderer Tiere (Bison, Rentier, Pferd). Die Länge des hier abgebildeten Ausschnittes des Freskos beträgt etwa 4,5 m. (Nach H. Breuil).

zu nennen: 1. Die ungemein realistische Darstellung (Fig. 13) eines sich lösenden Mammuts, eingeritzt auf dem Stoßzahnbruchstück eines Mammuts; das Artefakt gehört dem Magdalénien an, also einer etwas jüngeren Kulturstufe als das Aurignacien von Krems. Es ist in La Madeleine schon vor langen Jahren entdeckt worden, wurde aber von

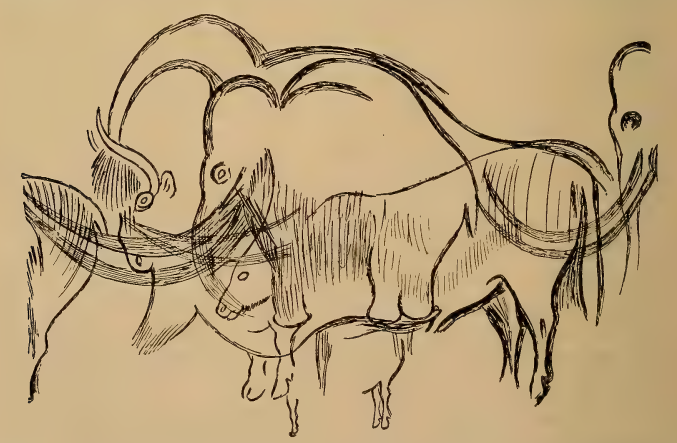


Fig. 11. Ausschnitt aus dem in Fig. 10 abgebildeten Fresko in stärkerer Vergrößerung. Die Kopie der Gravierungen zeigt, wie verschiedene Zeichnungen übereinander gelegt erscheinen. Deutlich sind die Umrisse eines Bisons, eines Mammuts und eines Rentiers zu erkennen. Es ist auffallend, daß alle Tierdarstellungen von der linken Seite aus gesehen sind. (Nach H. Breuil.)

manchen, so auch von J. RANKE, noch in neuerer Zeit für eine Fälschung gehalten, ebenso wie die zweifellos echte, wenn auch durch die Sicherheit der Linienführung überraschende Rentiergravierung auf einem Stück Rentiergeweih aus dem Keßlerloche in

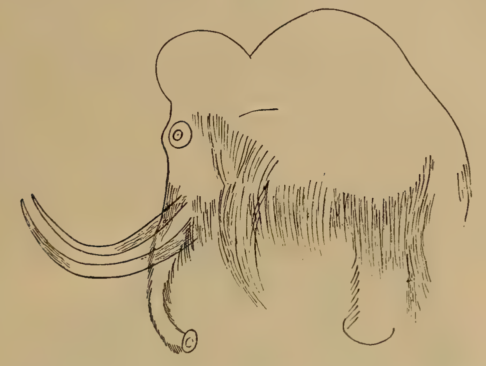


Fig. 12. Darstellung eines Mammuts, in die Höhlenwand der Grotte von Font-de-Gaume, Dordogne, eingeritzt. Länge der Zeichnung 77 cm. Alter: Magdalénien. (Nach H. BREUIL.)

der Schweiz (Fig. 42). Auch dieses Stück gehört der Magdalénienstufe der prähistorischen Kulturgeschichte an.

2. Ein weiteres wichtiges Dokument ist die Darstellung eines Mammuts auf einem Rentiergeweih, gefunden in Bruniquel (Magdalénienalter).

3. Die Darstellung eines Mammutkopfes samt Rüssel, gefunden in Laugerie-Basse (Magdalénienalter).



Fig. 13. Auf dem Bruchstück eines Mammutstoßzahns eingeritzte Umrißzeichnung eines sich lösenden Mammuts, gefunden von E. LARTET in der Station La Madeleine, Dordogne. Die Länge des Stoßzahnfragments beträgt 245 mm; diese Darstellung ist zweifellos die beste, die uns der paläolithische Mensch vom Mammut hinterlassen hat. Alter: Magdalénien. (Nach E. LARTET.)

4. Ein Fragment von Raymonden (Dordogne); gleichfalls dem Magdalénien angehörig.

5. Ein Relief aus der Grotte von Figuier (Gard) mit der Darstellung der Stoßzähne und eines Teiles des Schädels eines Mammuts, von gleichem Alter wie die vorigen.

6. Eine Skulptur von Roche-Plate von Saint-Mihiel (Meuse).

7. Eine Elfenbeinschnitzerei (8) mit der Darstellung eines ganzen Mammuts aus dem Löß von Předmost in Mähren (Solutréen). Besonders die letztgenannte Skulptur (Fig. 14) ist wegen der charakteristischen Profilierung der Rückenlinie und der Andeutung der Ohrenklappe von besonderer Wichtigkeit. Ebenso ist auch die unter 1. genannte Gravierung auf dem Fragment eines Mammutstoßzahns

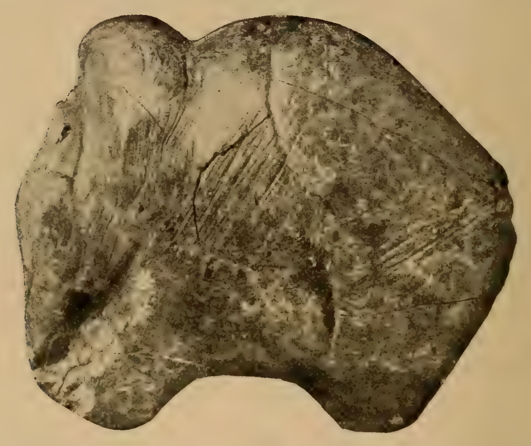


Fig. 14. Darstellung eines Mammuts, aus dem Bruchstück eines Mammutstoßzahns geschnitzt. Aus der Solutréenstation von Předmost bei Prerau in Mähren. Entdeckt von Dr. Kriz, 1895. Die Länge der Skulptur beträgt 116 mm, die Höhe 96 mm. Diese Skulptur ist, soweit bis jetzt bekannt, die älteste Mammutdarstellung, die uns der paläolithische Mensch hinterlassen hat, da die übrigen ausnahmslos der Magdalénienzeit angehören. (Nach C. Maška.)

(Fig. 13) zur Beurteilung des allgemeinen Habitusbildes des Mammuts von großer Bedeutung, während die übrigen Skulpturen zu roh oder zu unvollständig sind, um eine wesentliche Ergänzung der Wandbilder in den französischen Höhlen bilden zu können.

Da alle diese Darstellungen in den wesentlichen Zügen übereinstimmen, so können sie als eine sichere Grundlage für die Rekonstruktion gelten, die ich 1912 ausgeführt habe (Fig. 2) und die auf einer Kombination der Zeichnungen und Skulpturen der paläolitischen Künstler und der morphologischen Untersuchungsergebnisse

an den erhaltenen Kadavern und Skeletten beruht (9). Sie unterscheidet sich von den früheren Rekonstruktionen durch eine Reihe von Merkmalen. Vor allen Dingen muß hervorgehoben werden, daß alle Mammutdarstellungen des Eiszeitmenschen, soweit sie nicht schon ins Schablonenhafte verfallen, wie einige Wandzeichnungen in Font-de-Gaume und in der Höhle von Combarelles (10), die tiefe, V-förmige Einsenkung in der Nackengegend, das hochaufragende Hinterhaupt und den hohen Rückenbuckel aufweisen, von dem aus die Rückenlinie auffallend steil nach hinten bis zur Kruppe abfällt. Diese Züge kehren so übereinstimmend wieder (auch die Skulpturen von La Madeleine und von Předmost zeigen das gleiche), daß wir unbedingt annehmen müssen, daß das Mammut einen mächtigen Rückenhöcker besessen hat. Aus den erhaltenen Skeletten ist dies nicht zu erschließen gewesen, da die Dornfortsätze der Rückenwirbel

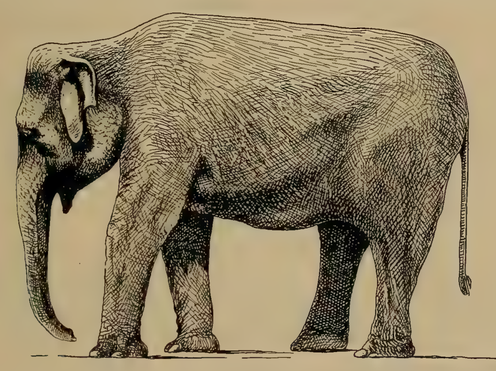


Fig. 15. Indischer Elefant in normaler Standstellung: das alte Weibchen „Mizzi" der Schönbrunner Menagerie in Wien. (Originalzeichnung, 1918).

im Vergleiche zu denen des lebenden Elefanten keine abnorme Länge aufweisen und z. B. hinter denen des Wisents und Auerochsen beträchtlich an Länge zurückbleiben. Dieser Rückenbuckel des Mammuts kann somit nur als ein Fetthöcker gedeutet werden; den lebenden Elefanten fehlt er gänzlich. Er ist wohl als Sammelstelle für die Zeit der Hungermonate anzusehen, so wie dies auch für die übrigen Säugetiere mit Fettansätzen gilt; als Beispiele wären hier die Kamele (Dromedar und Trampeltier), der Yak und die Fettschwanzschafe zu nennen; ebenso finden wir aber auch Fettansammlungen in der Steißgegend bei einzelnen madagassischen Halbaffen, die in der sommerlichen Trockenzeit schlafen und für diesen Sommerschlaf ebenso Fett aufspeichern wie der Bär, Dachs usw. für den Winterschlaf. Diese Halbaffen gehören den Gattungen Altililemur,

Chirogaleus und Microcebus an. Die Fettanhäufung der Mammute in Gestalt eines Rückenhöckers ist wahrscheinlich eine Sammelstelle für die Hungerszeit während der schneereichen Wintermonate gewesen, während die Fettaufspeicherung bei vielen anderen Tieren als Reservoir für die trockenen Sommermonate bestimmt ist (11).

Ein sehr störender Fehler in den meisten Rekonstruktionen des Mammuts und ebenso der übrigen eiszeitlichen und tertiären Elefanten betrifft die Gliedmaßenstellung (12). Freilich wären zur Berichtigung dieses Irrtums die eiszeitlichen Zeichnungen und Skulpturen überflüssig gewesen, wenn sich die verschiedenen Rekonstrukteure nur die Mühe genommen hätten, die Gliedmaßenstellung der lebenden Elefanten in einer Menagerie zu untersuchen

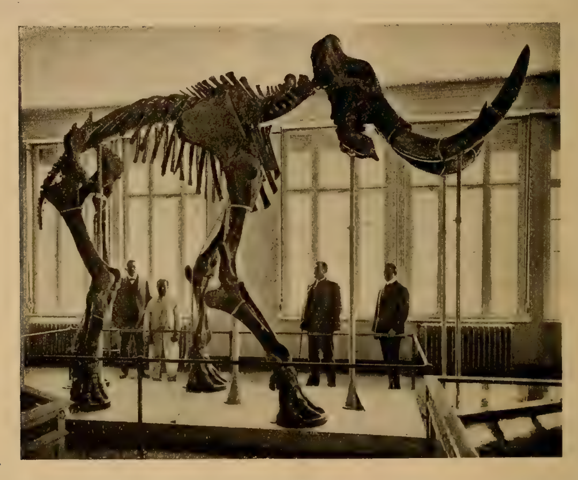


Fig. 16. Fehlerhaft rekonstruiertes Mammutskelett: das von W. O. DIETRICH beschriebene Skelett von Elephas primigenius Blum. von Steinheim an der Murr in Württemberg (vgl. Fig. 6). Der Rumpf zu kurz, die Arme zu weit nach hinten geschoben, Oberarm und Unterarm in unrichtigem Winkel montiert.
(Nach einer von E. FRAAS übersandten Photographie.)

und diese Stellung auch auf die Rekonstruktion des Mammuts anzuwenden. Dies ist aber, wie es scheint, nur in wenigen Fällen beachtet worden. Als teilweise Entschuldigung mag gelten, daß die Skelette rezenter Elefanten in den zoologischen Sammlungen, wie es scheint, niemals — ich kenne wenigstens kein einziges richtig montiertes Elefantenskelett — die charakteristische Stehstellung der Gliedmaßen aufweisen, wobei das Ellbogengelenk nach vorne, das Kniegelenk nach hinten leicht luxiert ist. Daß das Ellbogengelenk eines stehenden Elefanten nach vorne „durchgedrückt“

ist, zeigt jede Photographie, wenn es schon dem Beschauer des lebenden Tieres entgehen kann, da ja in der Tat diese Stellung der Gliedmaßenabschnitte sehr merkwürdig ist. Ich konnte in der Schönbrunner Menagerie an dem indischen Elefantenweibchen „Mizzi" (Fig. 15) wiederholt beobachten, daß in dem Momente, da nach dem Vorsetzen des Armes und Nachschieben des Körpers der Arm in die senkrechte Stellung gebracht wird, mit einem sichtbaren Rucke um ungefähr 2,5 cm das Unterende des Humerus über das Oberende der Unterarmknochen vorgleitet, so daß dann der Humerus mit dem Unterarm einen nach hinten offenen Winkel bildet. Das Umgekehrte ist in der Hinterextremität der Fall, wenn diese in die senkrechte Stellung einschwenkt. Dementsprechend lassen

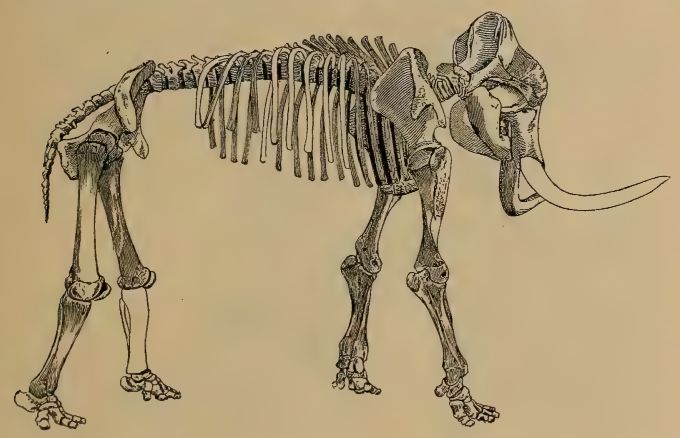


Fig. 17. Fehlerhaft rekonstruiertes Mammutskelett: das von SALENSKY beschriebene Skelett von Elephas primigenius, dessen Kadaver in Fig. 24 abgebildet ist. Die Arme sind hier zu weit nach vorne geschoben, während sie bei dem in Fig. 16 abgebildeten, von W. O. DIETRICH beschriebenen und unter der Leitung von O. FRAAS im Naturalienkabinett zu Stuttgart montierten Skelett zu weit nach hinten gerückt sind. In beiden Rekonstruktionen ist die Winkelstellung der Arme im Ellbogengelenk unrichtig. (Nach W. SALENSKY.)

sich auch auf der Unterseite der Humeri eines indischen Elefanten (an einem Skelette in der Sammlung des Wiener anatomischen Institutes beobachtet) eine äußere (ektale) und eine innere (entale) Gleitfläche nachweisen. Der Humerus rutscht im Ellbogengelenk in dem Momente nach vorne, wenn seine Gelenkrolle hinten an das Olecranon ulnae anstößt. Aus diesen Bemerkungen geht hervor, daß die Rekonstruktion des Skelettes von Elephas primigenius, die unter der Leitung von E. FRAAS in Stuttgart durchgeführt und später von W. O. DIETRICH veröffentlicht wurde, eine vollständig verfehlte und ganz unmögliche Gliedmaßenstellung zeigt (Fig. 16). Ebenso

ist die Gliedmaßenstellung des Mammutskelettes im Museum zu St. Petersburg durchaus falsch (Fig. 17).

Auch die Kopfhaltung, welche sowohl die verschiedenen Musealrekonstruktionen als auch die bildnerischen Mammutrekonstruktionen aufweisen, ist fast durchaus fehlerhaft. Schon der Vergleich mit dem indischen (Fig. 15, 19) oder afrikanischen Elefanten hätte dies zeigen müssen; freilich ist der Schädel des Afrikaners sehr flach und gewährt daher ein ganz anderes Bild als das Mammuthaupt (Fig. 18), dessen Scheitelteil sehr hoch aufgetrieben erscheint

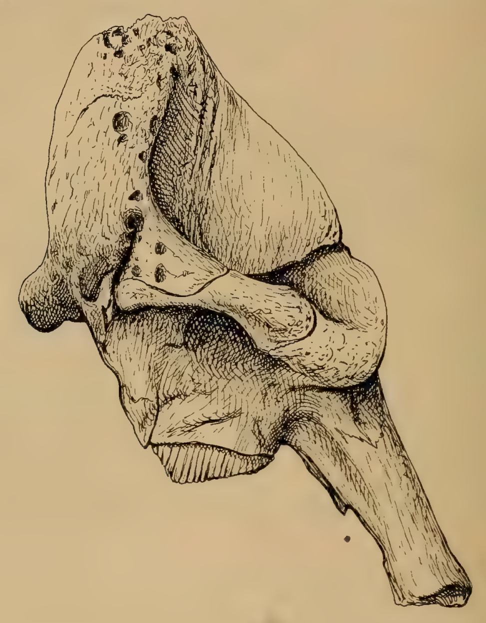


Fig. 18. Schädel eines Mammuts (Elephas primigenius Blum.), von rechts gesehen. Die Stoßzähne fehlen. Original in St. Petersburg. Infolge der Beschädigung des Schädeldaches ist die blasige Struktur der Knochen sichtbar. (Nach einer Photographie von W. Salensky).

und mit viel mehr Luftzellen erfüllt ist, als bei dem indischen Elefanten (Fig. 19). Einzelne Mammutschädel erreichen übrigens ganz extreme Höhen, wie die in Fig. 18, 20, 22, 24 abgebildeten Schädel zeigen, bei denen die oberhalb des Condylus gelegene Schädelpartie mit dem von Luftzellen erfüllten Schädeldach (Fig. 18, 19) bedeutend höher ist als die unter dem Condylus liegende Partie (von den Kieferröhren für die Stoßzähne abgesehen). Dagegen weist z. B. der Schädel des mitteldiluvialen Mammuts von Steinheim an

der Murr ganz andere Dimensionen auf, indem die obere Schädelpartie relativ niedrig, die unter dem Condylus gelegene aber überaus kräftig entwickelt ist (Fig. 21). Diese sehr weitgehenden Unterschiede sind ja wohl zum Teil als Altersunterschiede und Geschlechtsdifferenzen anzusehen, aber außerdem bestehen unverkennbare Rassenverschiedenheiten zwischen den Mammuten Nordamerikas (Fig. 22, 23), Sibiriens (Fig. 18, 20, 24) und Mitteleuropas (Fig. 21), die noch genauerer Erforschung bedürfen.

Das Haarkleid ist bei den im sibirischen Landeise ein-

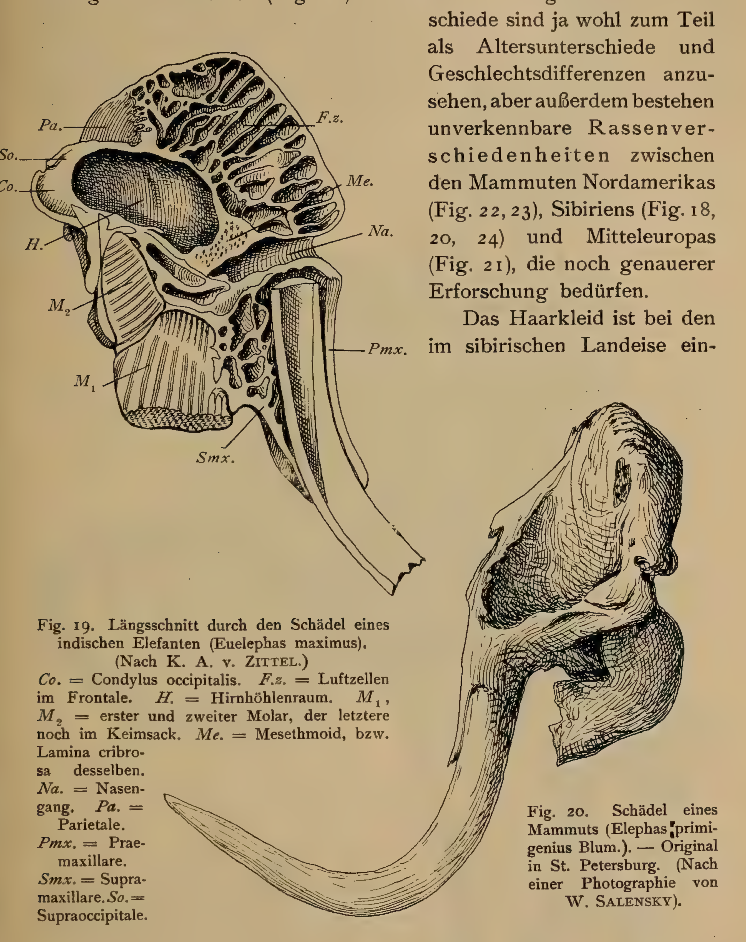


Fig. 19. Längsschnitt durch den Schädel eines indischen Elefanten (Euelephas maximus). (Nach K. A. v. ZITTEL.) *Co.* = Condylus occipitalis. *F.z.* = Luftzellen im Frontale. *H.* = Hirnhöhlenraum. M_1, M_2 = erster und zweiter Molar, der letztere noch im Keimsack. *Me.* = Mesethmoid, bzw. Lamina cribrosa desselben. *Na.* = Nasengang. *Pa.* = Parietale. *Pmx.* = Praemaxillare. *Smx.* = Supramaxillare. *So.* = Supraoccipitale.

Fig. 20. Schädel eines Mammuts (Elephas primigenius Blum.). — Original in St. Petersburg. (Nach einer Photographie von W. SALENSKY).

gefrorenen Kadavern gut erhalten und schon seit langer Zeit bekannt. Die Grannenhaare waren am Halse und Rumpfe sehr lang (bis zu 50 cm), während die Flaumhaare nur eine Länge von 4—5 cm erreichten. Schon die Entdeckung des Mammutkadavers im Jahre 1799 führte zu einer in späterer Zeit wiederholt vorgenommenen Unter-

suchung des Haarkleides dieses Eiszeitelefanten. Aus älterer Zeit sind die Arbeiten von J. F. BRANDT (13), aus neuerer die Untersuchungen von F. LEYDIG (14) und K. MOEBIUS zu nennen (15). Auch der Fund des Mammuts vom Beresowkaflusse (Fig. 24) gab Veranlassung zu Studien über die Beschaffenheit und Farbe

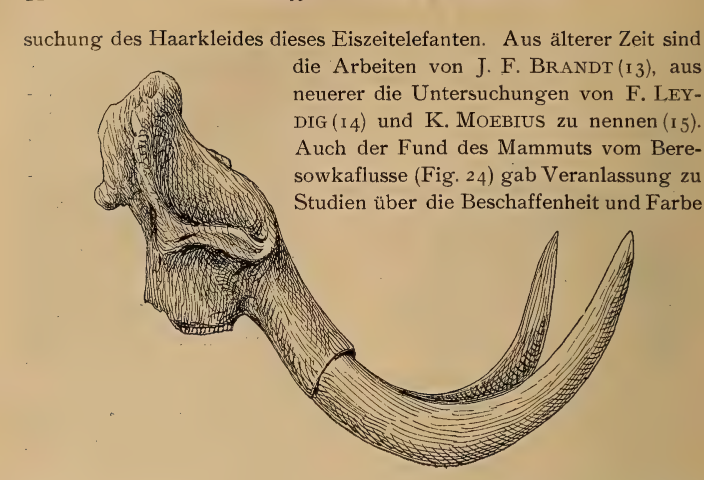


Fig. 21. Schädel des Mammuts von Steinheim a. d. Murr in Württemberg (Elephas primigenius f. Fraasi Dietrich). — Kürzeste Entfernung der Condylen von den Zahnspitzen: 210 cm. (Nach W. O. DIETRICH.)

Fig. 22. Skelett von Elephas Columbi (?), Falconer, aus dem Plistozän von Grant County, bei Fairmount, in Indiana. — Original im American Museum of Natural History in New-York. — Unterarme, Handwurzeln und Hände sowie die Fußwurzeln und Füße sind ergänzt. O. P. HAY identifiziert (1912) dieses Skelett mit dem Mammut. — Gesamtlänge 5,43 m, Schulterhöhe 3,20 m, Länge des rechten Stoßzahnes, längs der Krümmung an der Außenseite gemessen, 3,47 m. (Nach H. F. OSBORN.)

des Haarkleides durch E. PFIZENMAYER (16) und W. SALENSKY (17). Die Haare sind nach diesen Untersuchungen zwar lang, aber sehr fein gewesen, die Dicke der Grannenhaare beträgt 280—480 μ, nach den Angaben SALENSKYs jedoch höchstens 400 μ, die der Flaumhaare 64—80 μ. Die Farbe der Haare wird jedoch verschieden angegeben. Meist wird aus der rotbraunen bis gelbbraunen Färbung, die wir jetzt an den in den Sammlungen erhaltenen Haaren der Mammute aus dem sibirischen Landeise wahrnehmen können, auch auf die gleiche Haarfarbe zu Lebzeiten des Tieres geschlossen. Indessen hat schon BRANDT die Vermutung ausgesprochen, daß die Grundfarbe des Mammutfelles eher schwarz als braun oder gelb gewesen sei und diese Meinung



Fig. 23. Seitenansicht eines oberen Molaren von Elephas Columbi, Falconer, aus dem Plistozän von Afton (Indianerterritorium) von Maryland, Nordamerika. Stark verkleinert. A, B = Kaufläche. (Nach F. A. LUCAS.)

teilt auch MOEBIUS, der die hellen Farbentöne der fossilen Haare als die Folge einer Ausbleichung während des Fossilisationsprozesses ansieht. PFIZENMAYER, der Gelegenheit gehabt hat, das Mammut an der Beresowka noch an Ort und Stelle zu untersuchen, gibt an, daß die Grundfarbe des Felles ein dunkles Rostbraun war, das an einzelnen Körperstellen heller oder dunkler getönt war. Durch Ausbleichen erhielten einzelne Partien eine hellere, matte, fuchsigrote bis fahlbraune Tönung, während die Wollhaare nach demselben Beobachter fahlblond bis gelbbraun gewesen sind.

Im Jahre 1907 kam auch auf europäischen Boden ein mit Haut und teilweise auch mit Haaren erhaltenes Mammut in der Erdwachsgrube von Starunia (Ostgalizien) zum Vorschein. Die Haare steckten

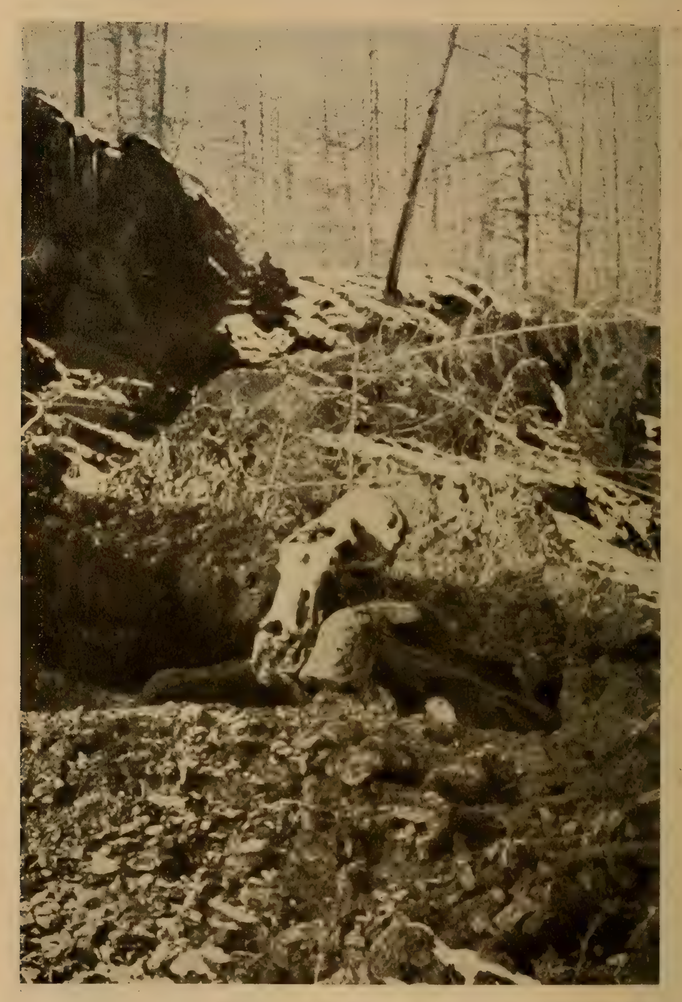


Fig. 24. Kadaver des im Eisboden an der Kolyma-Beresowka in Sibirien eingefrorenen Mammuts, der 1902 von einer Expedition der Kaiserl. Russischen Akademie der Wissenschaften in St. Petersburg unter der Leitung von Dr. O. HERZ ausgegraben wurde. (Nach einer Photographie von O. HERZ.)

zwar nicht mehr in der Haut, sondern fanden sich lose neben dem Mammut und dem jungen wollhaarigen Nashorn (18) im Hüllgestein der Kadaver. Die sorgfältige Untersuchung der Haare durch H. HOYER (19) hat ergeben, daß ein Teil der Haare dem Nashorn, der andere dem Mammut angehörte. Die mit unbewaffnetem Auge betrachteten Haare zeigen eine schwarze, glanzlose Färbung, erscheinen aber im durchfallenden Lichte braunschwarz; die dünneren Haare sowie die Enden der dicken haben eine rein braune Farbe. H. HOYER neigt daher der Auffassung zu, daß diese dunkle Farbe die ursprüngliche des Mammutfelles ist, daß aber die Haare deshalb



Fig. 25. Unrichtige Rekonstruktion des Mammuts (vgl. damit Fig. 2) von E. PFIZENMAYER, 1905.

so matt erscheinen, weil ihnen der Fettgehalt fehlt, der sich dem umgebenden Erdöl mitgeteilt hat. Sowie die jetzt mattschwarzen Haare eingefettet werden, erhalten sie neben ihrem ursprünglichen Glanz auch einen ausgesprochen bräunlichen Ton. Aus diesen Gründen nimmt HOYER an, daß die Fellfarbe des Mammuts schwarz mit einem Stich ins Rostbraune war.

In der von PFIZENMAYER (16) veröffentlichten Rekonstruktion (25) sieht das Mammut wie gekämmt aus und ist auch in seinen ganzen Umrissen am ehesten einem Spielzeugelefanten zu vergleichen. Wir

dürfen uns das Mammutfell gewiß nicht so gestriegelt vorstellen, wie es dieser Rekonstruktionsversuch zum Ausdrucke bringt. Wenn auch das Fell des Mammuts wahrscheinlich nicht in einem so hohen Grade verfilzt war, wie wir dies beim Wisent und Bison oder beim Trampeltier beobachten können, so werden wir doch am ehesten mit dem Fellkleid dieser Huftiere einen Vergleich ziehen dürfen, wenn wir uns das Lebensbild des Mammuts möglichst richtig zu rekonstruieren versuchen wollen. Diese Erwägungen haben mich schon vor mehreren Jahren dazu bestimmt, in der von mir entworfenen Rekonstruktion des Mammuts das Fell zwar mit nach unten herabhängenden langen Haaren, aber mit verfilzten Enden zur Darstellung zu bringen (Fig. 2).

Daß auch der Rüssel des Mammuts dicht behaart war, ist aus den Abbildungen in den französischen Höhlen von Font-de-Gaume und von Combarelles ersichtlich.

Ein wesentlicher Gegensatz zwischen der Beinstellung des Mammuts und des indischen Elefanten scheint jedoch in der stärkeren Beugung des Kniegelenks zu liegen, die eher an die Stellung der Hinterbeine beim afrikanischen Elefanten erinnert. Aus dem Skelette ist diese Stellung nicht zu erschließen, wohl aber aus den zahlreichen Zeichnungen des Eiszeitmenschen.

Die Lößlager von Krems, deren Entstehung früher in die letzte Zwischeneiszeit verlegt wurde, sind aller Wahrscheinlichkeit nach in der letzten Eiszeit gebildet worden und stellen den von Winden verwehten Hochwasserschlamm der Donauniederung dar. In dieser Zeit erreichte das Mammut den Höhepunkt seiner Entwicklung, die in der letzten Zwischeneiszeit einsetzt; es stammt von dem Steppenelefanten, Elephas trogontherii, ab, der von der ersten bis zur zweiten Zwischeneiszeit in Mitteleuropa lebte (19), während sein Zeitgenosse, Elephas antiquus, die Wälder bewohnte. Elephas antiquus scheint zur Zeit der Blüte des Mammutstammes, die mit dem dritten Interglazial einsetzt, in Mitteleuropa bereits erloschen gewesen zu sein und dürfte sich nur noch in Südeuropa länger erhalten haben. Das Mammut hatte eine außerordentlich weite Verbreitung; mit Ausnahme der iberischen und der hellenischen Halbinsel ist es aus dem ganzen Festlandgebiet Europas nachgewiesen und war über Nordasien bis nach Alaska und Kanada, ja selbst bis nach Mexiko verbreitet. Gegen Ausgang der letzten Eiszeit geht das Mammut in Europa rasch dem Aussterben entgegen; einige kleine Herden verkümmerter Individuen lebten noch in einzelnen Gebieten, wie die Zwergformen des Mammuts in den Niederterrassenschottern des Bodenseegebietes oder in den lehmerfüllten Spalten des Travertins von Ehringsdorf bei Weimar beweisen (3), die als

die letzten, degenerierten Reste der einst so zahlreichen Mammutherden anzusehen sind. In Sibirien hat das Mammut scheinbar noch in späterer Zeit gelebt.

Das Mammut ist ein ausgesprochener Steppenbewohner gewesen. In den gefrorenen Kadavern aus dem sibirischen Landeise (Fig. 25) hat man noch den Mageninhalt gefunden. Die Untersuchung desselben hat ergeben, daß die Tiere von jungen Trieben verschiedener Nadelhölzer, Weiden und Birken lebten, daß sie aber daneben auch verschiedene Steppenpflanzen verzehrten, wie verschiedene Gramineen, Thymian, Samen von Oxytropis und die arktische Varietät des Ranunculus acer. Während die Steppenpflanzen das Sommerfutter abgaben, wird die Winternahrung wahrscheinlich auf die Triebe der Nadelhölzer, vornehmlich von Wachholder, beschränkt gewesen sein. Sollten die Tiere bei dieser armseligen Nahrung nicht verhungern, so mußten sie in der Zeit guter Weide Kräfte aufspeichern und das geschah in Gestalt des schon früher erwähnten Fetthöckers, von dessen Schätzen die Tiere in der Zeit zehren konnten, in der alles Pflanzenleben erstarrt und von Schnee und Eis verdeckt war.

Daß das Mammut auch nach Abzug der eiszeitlichen Jägerhorden von der Station in Krems diese Gegend noch bewohnte und nicht völlig ausgerottet war, beweisen die verschiedenen Funde von Mammutzähnen und Mammutknochen in höheren Lößschichten über der Kulturschicht. Aber auch in den jüngeren Kulturschichten des Paläolithikums Mitteleuropas finden wir weitaus vorwiegend die Reste junger Tiere. Das beweist uns, daß auch in der spätpaläolithischen Zeit, da schon Wurfwaffen und Pfeile als Jagdwaffen vervollkommnet waren, die Mammutjagd noch hauptsächlich als Fallgrubenfang betrieben worden sein muß, wie W. SOERGEL (3) überzeugend dargelegt hat. Am Aussterben dieses Elefanten ist aber der Mensch gewiß schuldlos, wenn auch von G. STEINMANN (20) der Versuch unternommen worden ist, ihm die Vernichtung des Mammuts zuzuschreiben. Das Mammut konnte von dem mit primitiven Mitteln jagenden Urmenschen trotz Fallgrubenjagd und Abbrennen der Steppen ebensowenig vernichtet werden, wie es dem afrikanischen Eingeborenen ohne Feuerwaffe gelungen wäre, den afrikanischen Elefanten nennenswert zu verringern oder gar auszurotten. Die gewaltigen Mammutherden Nordasiens müssen ohne Zutun des Menschen erloschen sein. Von den riesigen Beständen des Mammuts in der Postglazialzeit Sibiriens reden die erhaltenen Mengen ihrer Stoßzähne eine deutliche Sprache. Nach K. E. VON BAER soll ein Elfenbeinsucher im Jahre 1821 nicht weniger als 10000 Kilo Elfenbein in der Neusibirischen Inselgruppe gesammelt haben, ob-

schon im Jahre 1809 Sannikow in derselben Gegend 5000 Kilo gesammelt hatte und in der Zwischenzeit das Sammeln fortgesetzt worden war. Nach Middendorfs Schätzung wurden früher jährlich etwa 20 Tonnen fossiles Elfenbein aus Nordsibirien in den Handel gebracht. Wenn auch diese Ziffern gegenwärtig stark zurückgegangen sind, so sind doch zweifellos an vielen noch unaufgeschlossenen Stellen so gewaltige Mengen von Mammutresten im Boden Sibiriens begraben, daß unmöglich der Urmensch für ihre Vernichtung verantwortlich gemacht werden kann.

Ein steter Begleiter des Mammuts war das wollhaarige Nashorn mit verknöcherter Nasenscheidewand (Coelodonta antiquitatis = C. tichorhinus), ein Steppentier, während Coelodonta Merckii als Waldbewohner ein Begleiter des Elephas antiquus war. Aus den Lößablagerungen Mitteleuropas kennen wir zahlreiche Reste dieses

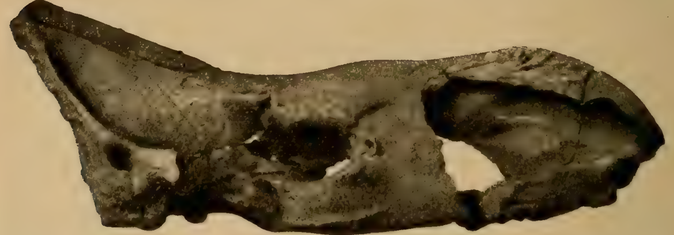


Fig. 26. Schädel des Nashorns mit rotbraunem Fellkleid und verknöcherter Nasenscheidewand (Coelodonta antiquitatis Blumenbach), aus eiszeitlichen Ablagerungen von Mewe (Kreis Marienwerder) in Westpreußen. Die Schädellänge beträgt etwa 70 cm. (Nach R. Hermann.)

Steppennashorns (Fig. 26) und es ist auch, freilich nur in dürftigen Resten, aus dem Löß von Krems nachgewiesen worden. Wie das Mammut besaß es ein dichtes, rotbraunes Fellkleid; der Schädel war mit zwei hintereinanderstehenden, mächtigen Hörnern bewehrt, deren vorderes bei alten Männchen eine gewaltige Länge erreichte. Über das Aussehen des wollhaarigen Nashorns besitzen wir einige wichtige Dokumente in Form von Wandgemälden und Gravierungen. Ein in rotem Ocker ausgeführtes Wandbild in der Höhle von Font-de-Gaume in der Dordogne, das nach H. Breuil in das Aurignacien fällt, also etwa in dieselbe Zeit wie die Kulturschichte von Krems, zeigt in wenigen Strichen eine treffliche Umrißzeichnung des Tieres (Fig. 27); auch die Gravierungen auf einer Schieferplatte, die in der Grotte du Trilobite (Yonne, Frankreich) gefunden wurde und die gleichfalls der Aurignacienzeit angehört, zeigt die Umrißlinien der vorderen Körperhälfte zweier Nashörner in sehr charakteristischen Linien (Fig. 28). Auf Grund dieser Darstellungen des Eiszeitmenschen und

unter Heranziehung des wohlerhaltenen, mit Haut und Weichteilen erhaltenen Restes eines jungen Tieres, das im Erdwachssumpf von



Fig. 27. Abbildung des wollhaarigen Nashorns (Coelodonta antiquitatis Blumenbach) in der Höhle von Font-de-Gaume in der Dordogne. Die Darstellung ist in rotem Ocker ausgeführt. Sie stammt möglicherweise noch aus dem Aurignacien, was Abbé HENRI BREUIL vermutet, doch gehört sie wahrscheinlich der Magdalénienzeit an. (Nach H. BREUIL.)

Starunia in Galizien erstickte (Fig. 29), sind wir heute imstande, uns eine ziemlich genaue Vorstellung von dem Aussehen dieses Nashorns zu bilden (Fig. 30). Auch hier haben uns die Zeichnungen des Eiszeitmenschen darüber belehrt, daß ebenso wie beim Mammut der vordere Teil des Rückens einen mächtigen Fetthöcker trug, der ebenso wie beim Mammut als Fettreservoir für die Hungermonate des strengen Winters diente. Schon bei dem jungen Exemplar aus dem Erdwachs von Starunia ist diese Höckerbildung, wenn auch nur schwach, zu beobachten. Die übrigen, aus dem sibirischen Landeise ausgegrabenen Kadaver sind leider so unvorsichtig ausgehoben worden, daß man über die Fetthöckerbildung keinen Aufschluß erlangen konnte. Der erste wohlerhaltene Kadaver wurde 1771 am Ufer des Wilui entdeckt und der Kopf ohne Hörner und Ohren sowie

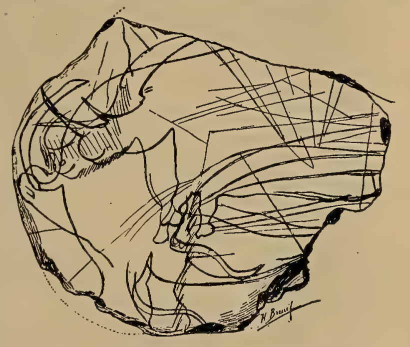


Fig. 28. Verschiedene Darstellungen des wollhaarigen Nashorns (Coelodonta antiquitatis Blum.) auf einer Schieferplatte, die in der „Trilobitengrotte" (Dept. Yonne, Mittelfrankreich) entdeckt wurde. Besonders treten zwei übereinander gezeichnete Umrisse hervor, die zwei Tiere, nach links gewendet, in sehr charakteristischer Haltung darstellen. Darunter ist der Umriß eines größeren Tieres eingeritzt, von dem nur die hinteren Extremitäten, die hintere Rumpfhälfte und der nach oben gewendete Schwanz dargestellt sind. Auch diese Umrißzeichnung scheint sich auf ein Nashorn zu beziehen, nicht aber auf ein Mammut. Alter: Aurignacien. (Nach H. BREUIL.)

ein Vorder- und Hinterfuß gerettet. In Irkutsk wurden diese Reste 1773 von PALLAS in einem Backofen getrocknet, wobei die Gliedmaßen leider zum Teile verkohlten. Später gelangten diese Reste nach St. Petersburg, wo sie von J. F. BRANDT 1849 untersucht und beschrieben wurden. Ein zweiter Kadaver wurde 1877 in der Nähe des Janaflusses in Sibirien entdeckt und der Schädel nebst einem Fuß nach Irkutsk gebracht; der trefflich konservierte Körper wurde von den Wogen des Flusses fortgeschwemmt, der Fuß ging beim Brande von Irkutsk verloren und nur der Schädel gelangte nach St. Petersburg, wo er zuerst von J. D. CZERSKI 1878 (aus-



Fig. 29. Der Kadaver des jungen wollhaarigen Rhinozeros (Coelodonta antiquitatis Blum.) aus der Erdwachsgrube von Starunia in Galizien. Das Fellkleid ist infolge des eigenartigen Fossilisationsprozesses, der auch eine teilweise Schrumpfung einzelner Körperteile bewirkte, aus dem Hautboden gelöst worden. Auch bei dem jungen Mammut von derselben Fundstelle war das gleiche der Fall. (Nach E. L. NIEZABITOWSKI.)

führlicher veröffentlicht 1892) und später von L. VON SCHRENCKH (1880) beschrieben wurde. Er gehört nicht, wie vielfach gemeint wird, dem Coelodonta Merckii, sondern gleichfalls dem Coelodonta antiquitatis an.

Die Nahrung des Wollnashorns bestand aus ähnlichen Pflanzen wie die des Mammuts; man hat zwischen den Zähnen der sibirischen Reste noch Spuren der Nahrungspflanzen — Nadelholztriebe und Weidenblätter — gefunden.

Das Wollnashorn hat wohl ebensowenig in Rudeln gelebt wie die lebenden Nashörner, die Einzelgänger sind oder paarweise leben. Wie das lebende Stumpfnashorn (Coelodonta simus) Afrikas scheint das

Wollnashorn den Kopf in gesenkter Stellung getragen zu haben, da dies aus den beiden Darstellungen der Eiszeitmenschen klar hervor-



Fig. 30. Rekonstruktion des Lebensbildes von Coelodonta antiquitatis, Blum., in der winterlichen Lößsteppe. Im Hintergrund eine Herde Mammute. (Original.)

geht; auch hat es wohl ebenso, wie die lebenden Nashörner, die mit Elefanten zusammen vorkommen, deren Wechsel angenommen.

So würde es sich leicht erklären, daß auch ein Nashorn in die Fallgruben der Jäger auf dem Mammutwechsel des Hundssteiges bei Krems geriet.

Stellt das wollhaarige Nashorn nur eine seltene Jagdbeute der Jäger von Krems dar, so war dafür das große Wildpferd um so häufiger das Jagdobjekt des Kremser Aurignacien-Menschen, wie die überaus zahlreichen Knochenfunde in der Kulturschichte beweisen.

Man hat in früherer Zeit in Anlehnung an die LINNÉsche Auffassung des Hauspferdes als einer „Art", die er Equus caballus genannt hatte, die fossilen Pferde zunächst unter dem Namen „Equus caballus fossilis" unterschieden. Heute sind wir imstande, eine ganze Reihe selbständiger Arten unter den Wildpferden der Eiszeit unter-

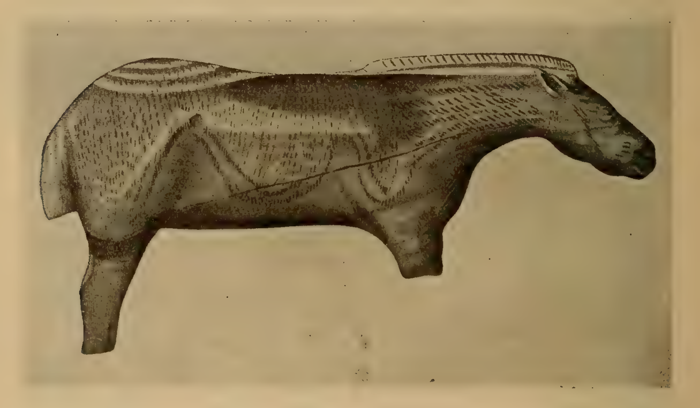


Fig. 31. Statuette eines Wildpferdes (Equus ferus, Pallas = E. Przewalskyi, Poljakoff), aus dem Bruchstücke eines Mammutstoßzahnes geschnitten. Aus der Grotte Les Espelugues bei Lourdes, Südfrankreich. $1^1/_8$ natürl. Größe. Alter: Magdalénien. (Nach E. PIETTE.)

scheiden zu können (21), die in den heute noch lebenden „Rassen" des Hauspferdes aufgegangen sind, wenn sie sich nicht, wie dies beim Przewalskipferd (Equus ferus, Pallas) und beim Dschiggetai (Equus hemionus, Pallas) der Fall ist, in Zentralasien als Wildformen bis zum heutigen Tag erhalten haben.

Im Löß von Krems ist der kleine Equus ferus (Fig. 31) überaus häufig gewesen und das gleiche gilt für die meisten Lößfaunen aus dieser Zeit. In den französischen Höhlen finden sich zahlreiche Darstellungen von Wildpferden; die feine Beobachtungsgabe der eiszeitlichen Künstler ermöglicht es, die Identität der dargestellten kleinen Formen mit dem Przewalskipferd nachzuweisen. Bis jetzt liegen viele hundert Umrißzeichnungen von eiszeitlichen Wildpferden vor, aber auch Skulpturen, Gravierungen und Schnitzereien. Meistens

erscheint ein Typus wiedergegeben, der sich außer der für alle Wildpferde bezeichnenden Dicke und Größe des Schädels durch den relativ langgestreckten Schnauzenteil und das fast gerade oder leicht konvexe Schädelprofil von anderen Wildpferdarten unter-



Fig. 32. Umrißzeichnung eines Wildpferdes, und zwar des Przewalskipferdes (Equus ferus, Pallas), in schwarzer Farbe ausgeführt, in der Höhle von Castillo in Spanien. (Nach H. BREUIL.)

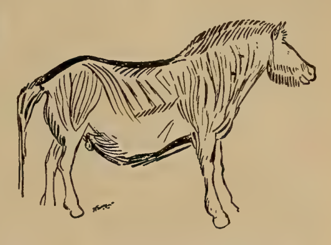


Fig. 33. Eingravierte und gemalte Darstellung eines Wildpferdes und zwar des Tarpans (Equus Gmelini, Antonius), aus der Höhle von Niaux bei Tarascon, Südfrankreich. Alter: Magdalénien. (Nach E. CARTAILHAC und H. BREUIL.)

scheidet. Eine zweite, aber viel seltenere Type, die gleichfalls in prähistorischen Darstellungen festgehalten ist, wird durch den erst vor wenigen Jahrzehnten ausgestorbenen Tarpan (Equus Gmelini Ant.) repräsentiert (Fig. 33, 34); der Kopf dieses kleinen Wildpferdes war zwar ebenfalls „dick", aber der Schnauzenteil auffallend kurz und das Profil in der Regel konkav, so daß sich beide Arten voneinander durch diese auch auf den Skulpturen deutlich erkennbaren Merkmale leicht unterscheiden lassen. Der berühmte, aus einem Mammutstoßzahn geschnitzte Pferdekopf von Mas d'Azil (Fig. 34) stellt, wie O. ANTONIUS nachgewiesen hat, den Kopf eines Tarpans dar (22). Aus den Lößablagerungen der Wachau ist dieses zweite Wildpferd bis jetzt noch nicht nachgewiesen und scheint überhaupt viel seltener als das Przewalskipferd gewesen zu sein.



Fig. 34. Kopf eines Wildpferdes, und zwar des Tarpans (Equus Gmelini, Antonius) aus einem Rentiergeweih herausgeschnitten. Aus dem Magdalénien von Mas d'Azil an der Arize, Südfrankreich. Natürliche Größe. (Nach E. PIETTE.)

Neben diesen beiden kleinen Wildpferdarten der letzten Eiszeit lebten aber noch verschiedene große Wildpferdarten. In der Sumpfschichte an der Basis des Lößes in Heiligenstadt, einem Vororte Wiens, sind trefflich erhaltene Reste eines großen Wildpferdes entdeckt worden, das von O. ANTONIUS als der Ahne unseres schweren Alpenpferdes, des norischen Pferdes, erkannt und als Equus Abeli beschrieben wurde (23). Dasselbe Pferd ist auch an anderen Stellen im Löß Österreichs, so auch bei Krems und Stillfried, gefunden worden, doch sind diese Vorkommen ganz vereinzelt und treten gegen die zahlreichen Funde des Equus ferus ganz zurück. Dies scheint dadurch begründet, daß das große, schwere Wildpferd eine Wald und Tundra bewohnende Art, der kleine Equus ferus dagegen eine Steppenform war. Auch in Deutschland (24) und Frankreich sind verschiedene schwere Pferdearten aus dem Jungquartär nach-

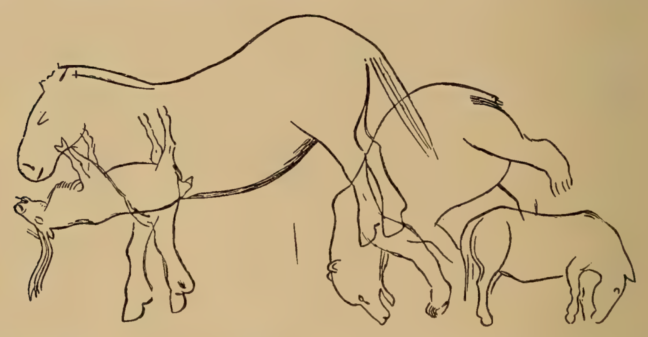


Fig. 35. Gravierte Tierdarstellungen in der Grotte de la Mairie in der Dordogne. Dargestellt ist das Rentier, der Braune Bär (es ist unwahrscheinlich, daß es sich um den Höhlenbären handelt, da der Höhlenbär die Solutréenzeit nicht überlebt zu haben scheint; das Stirnprofil ist nicht so hoch, daß in dieser Darstellung unbedingt der Höhlenbär erblickt werden müßte); ferner zwei Darstellungen schwerer Wildpferde, von denen besonders die größere, die ein Pferd von der linken Seite darstellt, dem Typus der durch Equus Abeli Ant. vertretenen großen und schweren Kaltblüter entspricht. Alter: Magdalénien. (Nach L. CAPITAN und H. BREUIL.)

gewiesen worden und finden sich auf verschiedenen Zeichnungen (Fig. 35) an den Wänden der französischen Höhlen. In diesen Formenkreis gehören die schweren Pferdearten Equus mosbachensis, E. süßenbornensis und E. taubachensis, die zumeist älter sind als das große Tundrapferd E. Abeli aus dem Löß Österreichs.

Ist auch der Dschiggetai (Equus hemionus, Pallas) bei Krems noch nicht nachgewiesen — er ist aus dem Löß von Heiligenstadt, der Hyänenhöhle bei Gera, aus dem Schweizersbild bei Schaffhausen und mehreren anderen Fundorten Mitteleuropas bekannt — so mag er doch im Zusammenhange mit den beiden anderen Pferdearten

aus dem Löß von Krems erwähnt werden, da es keineswegs unwahrscheinlich ist, daß auch dieser kleine, durch seine relativ schlanken und langen Metapodien leicht kenntliche Wildesel auch in diesen Jagdgründen des Eiszeitmenschen lebte.

Außerordentlich häufig sind in der Lößstation von Krems Reste von Rentieren, die dafür Zeugnis ablegen, daß der Aurignacienjäger nächst den Wildpferden das Ren besonders eifrig jagte. Auch hier scheint die Örtlichkeit der Jagdstation am Steilufer des Kremsflusses für eine Treibjagd recht günstig gewesen zu sein. Die sibirischen Nomaden jagen das Ren mit Vorliebe im Frühjahr und überfallen die Herden in dem Momente, da sich die Mehrzahl der Tiere in engen Schluchten oder bei der Überschreitung von Flüssen einem plötzlichen Angriff nicht leicht durch die Flucht entziehen kann. Da die gefundenen Steinwerkzeuge der Station am Hundssteige keine Typen enthalten, die als schwere Wurfwaffen zu deuten wären und nur die als „Spitzklingen" beschriebenen Mikrolithen als Pfeilspitzen gedient haben dürften, vielleicht aber auch einige der sogenannten „Klingen" als Speerspitzen für Stoßwaffen verwendet wurden, so läßt sich die Vermutung aussprechen, daß zu dieser Zeit eine ähnliche Methode bei der Rentierjagd angewendet worden ist, die reichen Erfolg bringen mußte.

Diese Waffen sind aber kaum ausreichend gewesen, um die kräftigen und wehrhaften Wildrinder in größeren Mengen zu erbeuten. Daher sind sowohl der Auerochse oder Ur (Bos primigenius) als auch der Wisent (Bison priscus) im Löß von Krems nur in wenigen Exemplaren angetroffen worden, die wahrscheinlich in Fallgruben gefangen und in diesen entweder durch Steinwürfe mit der Schleuder oder durch Speerstiche getötet worden sind. Indessen ist die Möglichkeit keineswegs ausgeschlossen, daß schon der prähistorische Jäger sich der Pfeilgifte bedient hat. So würde es verständlich werden, daß wiederholt in Knochen prähistorischer Tiere Pfeilspitzen gefunden wurden; würde ein großes Tier auch mit einem Regen von Pfeilen überschüttet worden sein, so hätten diese, unvergiftet, dem Wilde kaum etwas Ernstliches anhaben können. Da die Benützung der Pfeilgifte bei Naturvölkern weit verbreitet ist, so ist mit der Annahme zu rechnen, daß schon frühzeitig die Jagd auf Großtiere auch auf diese Weise versucht worden ist. Nur so ist es verständlich, wenn wir z. B. in den Knochen eines in Dänemark gefundenen Urskelettes Pfeilspitzen stecken sehen, denn ein so gewaltiges und gefährliches Wild wie der Ur hätte kaum mit unvergifteten Pfeilen erlegt werden können.

Der Ur oder Auerochs ist in der Primigenius-„Rasse" des Hausrindes (Bos taurus) aufgegangen; als Wildform ist er in Mittel-

europa im 15. Jahrhundert bis auf wenige Herden verschwunden. Die letzte sichere Nachricht von dem Vorkommen eines wildlebenden Urs stammt aus dem Jahre 1627, in dem nach JAROCKI das letzte Exemplar in Masovien einging.

Nach den Untersuchungen von M. HILZHEIMER (25) war der Ur (Fig. 36) ein großes, aber nicht schwer gebautes Rind, dessen Rückenlinie in der Kruppe gerade und gegen den Widerrist leicht ansteigend verlief. Die Profillinie des Kopfes war gerade. Die Hörner waren sehr lang, standen mit ihren Basen seitlich ab, krümmten sich aber dann stark vorwärts und wendeten ihre Spitzen



Fig. 36. Nach dem Leben gezeichnete, alte Abbildung des Ur (Bos primigenius), die von dem englischen Zoologen H. SMITH bei einem Augsburger Antiquitätenhändler entdeckt und von ihm 1827 veröffentlicht wurde. In einer Ecke des Bildes stand das Wort „Thur“, die polnische Bezeichnung des Urs. (Nach M. HILZHEIMER.)

nach oben. Die Farbe des Fells ist wahrscheinlich bei Stieren dunkelschwarzbraun, bei Kühen und Kälbern rotbraun mit schmutzigweißem Rückenstreifen gewesen. Überhaupt scheint bei den großen Felltieren der Eiszeit — Mammut, Wollhaarnashorn, Bison, Ur — die Farbe der Haare vorwiegend schwarzbraun bis rotbraun gewesen zu sein.

Schädelreste und Kieferteile mit Zähnen, aber auch einzelne Skelettelemente, wie z. B. die Reste der Gliedmaßen, sind in Lößablagerungen Mitteleuropas häufig anzutreffen. Daß der Auerochse im Löß von Krems zu den seltenen Vorkommnissen gehört, hängt wohl damit zusammen, daß der Mensch zu dieser Zeit noch keine

Jagdmethoden kannte, welche für die Jagd dieses großen, sehr scheuen und wehrhaften Tieres Erfolg versprachen. Erst der Ausbau und die Vervollkommnung der Schuß- und Wurfwaffen in der Magdalénienzeit setzte den Menschen in den Stand, auch dieses Wild zu jagen und von da ab beginnt es in den Kulturstationen immer häufiger zu werden, vermischt sich aber bald mit den Resten der domestizierten Rinder, die zum Teil aus dem Bos primigenius, zum Teile aber aus anderen Wildrindarten hervorgegangen sind (26). Die Domestizierung des Urs scheint jedoch nicht in Mitteleuropa, sondern in Südwestasien erfolgt zu sein; die nach Westen vordringenden Völkerwellen des Neolithicums haben das gezähmte Rind mit sich geführt, das sich später mit den aus anderen Wildrindarten gezähmten Rassen vermischt hat, aber noch heute als die „Primigenius-Rasse“ von den anderen Rassen zu unterscheiden ist.



Fig. 37. Stier und Kuh des Urs (Bos primigenius); eingeritzte Darstellung in der Grotte de la Mairie in der Dordogne; jede Figur etwa 50 cm lang. Alter: Magdalénien. (Nach L. Capitan und H. Breuil.)

Auch der eiszeitliche Wisent (27) oder Bison (Bison priscus Boj.), der in den Lößablagerungen Mitteleuropas überall nachgewiesen ist, war wohl kein Jagdwild des Eiszeitjägers von Krems, da seine Knochen und Zähne ebenso wie die des Urs unter den Tierresten der Station am Hundssteige nur sehr selten gefunden worden sind. Noch mehr als beim Ur hat die Größe und Wehrhaftigkeit dieses Wildes dem damaligen Menschen keine Aussicht auf erfolgreiche Jagd gestattet; gelegentlich mag wohl ein entkräftetes Stück erbeutet worden sein. Das Aussehen des eiszeitlichen Wisents, dessen heute noch lebender Verwandter der Wisent des Bialowiczaer Waldes (Bison bonasus) ist (Fig. 38), war wohl mit Ausnahme der Hornform von diesem nicht wesentlich verschieden. In der Höhle von Tuc d'Audubert (Ariège) in Frankreich entdeckte Graf Begouen die aus Höhlenlehm modellierten, etwa 60 cm langen Bildnisse zweier Wisente, welche der Mensch der Magdalénienzeit

angefertigt hat. Unter den vielen, in den letzten Jahren bekannt gewordenen figuralen Darstellungen von der Hand des Eiszeit-



Fig. 38. Wisent (Bison bonasus L. = Bison europaeus = Bos bonasus) im Walde von Bialowicza in Polen. Zu beachten ist die starke Aufwärtskrümmung der kurzen Hörner im Gegensatze zu den langen, geraden Hornzapfen des eiszeitlichen Bison priscus Boj., des Steppenwisents.



Fig. 39. Zwei in Lehm modellierte Exemplare des eiszeitlichen Wisents (Bison priscus Boj.), das eine 61, das zweite 63 cm lang, aus der Grotte von Tuc d'Audubert (Ariège), Frankreich. (Nach Comte BEGOUEN.)

menschen nehmen diese Skulpturen einen hervorragenden Rang ein (Fig. 39, 40).

Erst die Vervollkommnung der Jagdwaffen im Magdalénien

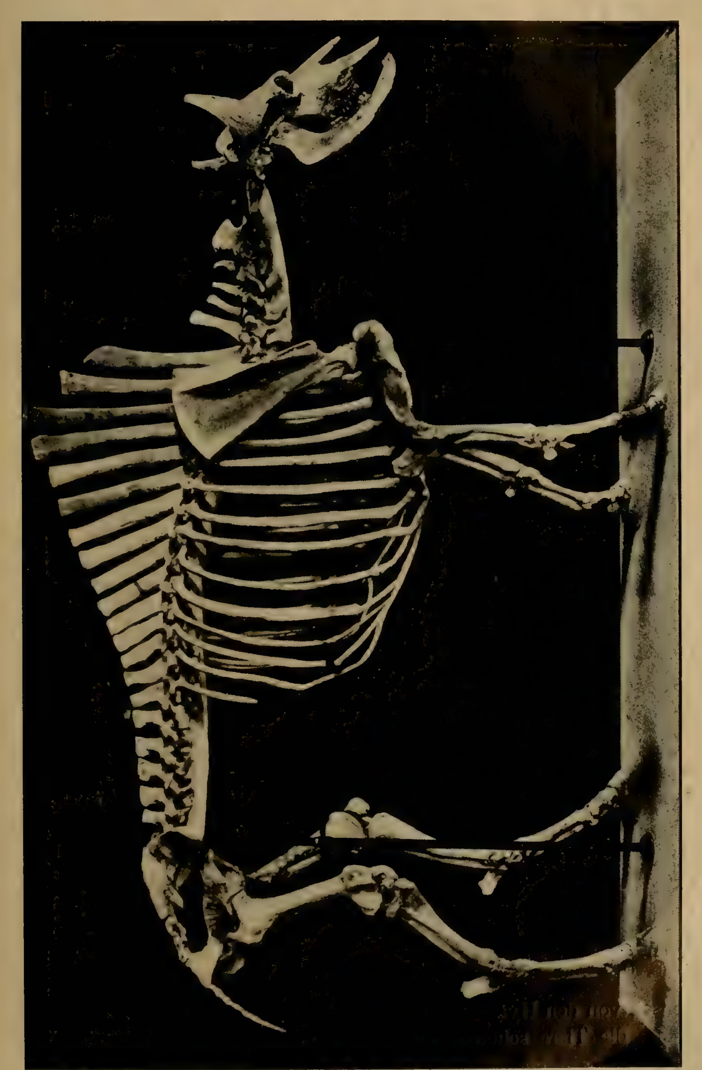


Fig. 40. Skelett eines ausgestorbenen Wisents, Bison occidentalis Lucas, aus dem Plistozän von Russell Springs, Logan County, Kansas. Länge von der Schwanzspitze bis zum Schnauzenende 3 m. (Nach C. E. McClung.)

hat dem Menschen die Jagd auf den Bison in größerem Maßstabe ermöglicht; vereinzelt ist wohl Fallgrubenjagd schon früher betrieben worden und die großen Mengen von Wisentknochen in der Station von Solutré in Frankreich beweisen, daß schon zu dieser Zeit der Eiszeit-



Fig. 41. Skelett des irischen Riesenhirsches, Megaceros hibernicus, aus einem Torfmoor Irlands. Original im Senckenbergischen Museum zu Frankfurt a. M. (Nach F. DREVERMANN.)

mensch von den Hyänen die Jagdmethode gelernt hatte, durch Treibjagden die Tiere scheu zu machen und zum Absturz über die Felswände zu bringen.

Unter den Hirschen, die neben dem schon genannten Rentier (Fig. 42) im Löß von Krems häufiger auftreten, steht der Edelhirsch (Cervus elaphus) an erster Stelle, dürfte also eifrig gejagt worden sein. Vom Riesenhirsch (Megaceros eurycerus) sind bisher keine sicher bestimmbaren Reste an dieser Stelle gefunden worden; es ist jedoch wahrscheinlich, daß auch er diese Gegenden bewohnt hat, da er zu dieser Zeit in Mitteleuropa überall verbreitet war, aber nirgends in größeren Mengen fossil gefunden wurde. Ob der als Cervus canadensis oder Wapitihirsch bestimmte Rest nicht doch dem Riesenhirsch oder Edelhirsch angehört, müssen eingehendere Untersuchungen erweisen (28).

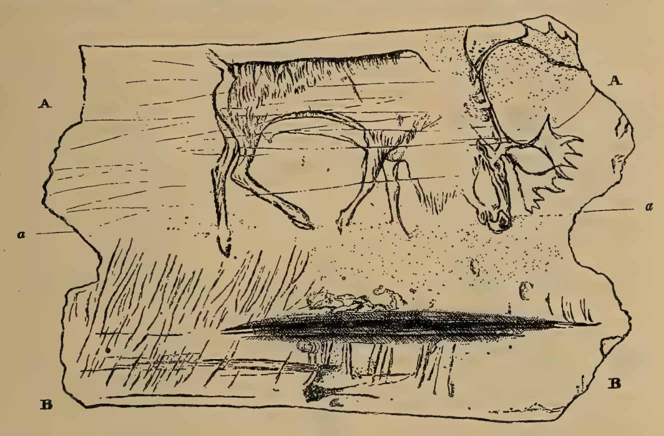


Fig. 42. Rentierdarstellung, auf einem Rentiergeweih eingeritzt. Aus dem Magdalénien des Keßlerloches in der Schweiz. Ungefähr $^3/_4$ der natürlichen Größe. (Nach A. Heim.) (Die oberhalb der Linie *a—a* befindliche Darstellung gehört der einen Seitenfläche, die darunter befindliche der gegenüberliegenden Seitenfläche des Geweihstückes an.)

Der mitteleuropäische Riesenhirsch ist mit dem lebenden Damhirsch verwandt, aber nicht sein Ahne; er ist ohne Nachkommen erloschen, ebenso wie seine Schwesterart, Megaceros hibernicus (Fig. 41), die in Irland noch in einer Zeit lebte, in der der mitteleuropäische Riesenhirsch bereits erloschen war. Das Geweih dieses Riesenhirsches hat die größte Auslage erreicht, die im Stamme der Hirsche jemals beobachtet worden ist; die größte Stangenweite betrug fast 4 m (29, 3). In Mitteleuropa hat der Riesenhirsch die letzte Eiszeit kaum überlebt, während die irischen Torfmoore, die eine gewaltige Menge von Skelettresten des irischen Riesenhirsches enthalten, einer späteren Zeit angehören. Die jüngsten Reste des mitteleuropäischen Riesenhirsches stammen aus Schichten, deren Ent-

stehung in eine Zeit unmittelbar nach dem Rückgange der Würmvereisung fällt; sie sind bei Endingen in Pommern entdeckt worden. In Österreich sind aus dieser Zeit, die dem Magdalénien entsprechen dürfte, noch keine Reste des Riesenhirsches aufgefunden worden.

Der Elch scheint in der Fauna der Wachau gefehlt zu haben. Der Steppenelch (Alces latifrons) gehört der älteren Plistozänzeit an und ist aus jüngeren Ablagerungen als jenen der ersten Interglazialzeit nicht bekannt; er ist ein Zeitgenosse des Waldelefanten (Elephas antiquus) und des Waldnashorns (Coelodonta Merckii), und war in der Steppenfauna von Süßenborn und Mosbach, die einer waldarmen Grassteppe entspricht, ziemlich häufig; in der Waldfauna von Mauer bei Heidelberg ist er zwar nachgewiesen, ist hier aber wohl nur



Fig. 43. Schädel und Geweih eines alten Elchhirsches (Alces palmatus) aus dem nacheiszeitlichen Torfmoor von Schussenried in Schwaben. Größte Auslage des Geweihes 130 cm. (Nach W. O. DIETRICH.)

gelegentlich aufgetreten. W. SOERGEL (3) weist mit Recht darauf hin, daß Hirsche mit 2,5 m Geweihauslage kaum ein Waldleben geführt haben können. Dagegen ist der heute noch lebende Alces palmatus eine ausgesprochene Waldform und seine Seltenheit in den Steppenfaunen der vierten Eiszeit kann uns daher nicht wundern. Einige wenige Reste aus der Čertova dira und von Předmost in Mähren sowie aus der Lindenthaler Hyänenhöhle bei Gera beweisen indessen die Anwesenheit des Waldelches in Mitteleuropa während der letzten Zwischeneiszeit und der letzten Eiszeit. Sein Geweih erreicht niemals die gewaltige Auslage des altdiluvialen Steppenelchs und bleibt um 1,20 m hinter der größten Auslage dieser Art

zurück, wie das ohnedies schon ungewöhnlich stattliche Geweih eines Waldelchs mit 1,30 m Stangenweite aus dem postglazialen Torfmoor von Schussenried in Schwaben (Fig. 43) beweist (28).

In der Gegend von Krems haben sich aber auch noch einige andere Paarhufer während der Aurignacienzeit aufgehalten, deren Anwesenheit besonderes Interesse zu beanspruchen geeignet ist; das sind der Steinbock, die Gemse und der Moschusochse.

Der Alpensteinbock (Capra ibex alpinus), der in zahlreichen Exemplaren in der Schoferhöhle bei Kufstein nachgewiesen werden konnte und hier nach M. SCHLOSSER ein Hauptbeutetier der Höhlenbären gewesen zu sein scheint (30), wird in der Eiszeit in Böhmen, Mähren und Niederösterreich durch eine andere Rasse (Capra ibex priscus) vertreten, die WOLDŘICH als selbständige Art beschrieben hat und die sich vom Alpensteinbock durch einige Schädelmerkmale unterscheidet, denen auch SCHLOSSER spezifische Bedeutung zuspricht. Diese bestehen in der steiler abfallenden, flacheren Stirne, die auf dem Scheitel flachere und fast überall gleich breite Form der Schädelkapsel und die schiefe Lage der Hinterhauptsfläche; außerdem divergieren die Hornzapfen stärker als beim Alpensteinbock, sind vorne viel flacher und hinten eckiger. Würden sich die genannten Unterschiede bei einer größeren Zahl von Schädeln aus den beiden Verbreitungsgebieten feststellen lassen, was bisher noch nicht sicher zu sein scheint, so würden wir in der Eiszeit zwei getrennte Formen des Steinbockes anzunehmen haben, und der in der Lößschichte des Hundssteiges bei Krems gefundene Steinbockschädel (Fig. 44) würde der Steppenform zuzuteilen sein. Vergleiche mit verschiedenen Steinbockresten aus Dalmatien, der Badelhöhle bei Peggau, Italien usw. müßten uns darüber genauere Aufklärung bringen. Einstweilen ist auch die Herkunft des Steinbockes noch in Dunkel gehüllt; aller Wahrscheinlichkeit stammt der Steinbock aus Asien und ist in der Eiszeit nach Europa vorgedrungen. Die Steinbockreste, die in neolithischen Stationen des Alpenvorlandes — in den Pfahlbauten der Schweiz und der Roseninsel des Starnberger Sees in Bayern — sowie noch in der römischen Niederlassung von Campodunum (Kempten) gefunden worden sind, gehören sicher dem Alpensteinbock an.



Fig. 44. Schädelzapfen des Steppensteinbockes (Capra ibex priscus Woldř.) aus dem Löß des Hundssteiges bei Krems in Niederösterreich. (Nach H. OBERMEIER.)

Steht also auch die artliche Übereinstimmung des Steinbockes der Lößzeit von Krems mit dem Alpensteinbock noch nicht fest, so ist doch die Identität der in den Lößablagerungen gefundenen Gemsen mit der Alpengemse (Capella rupicapra) sichergestellt. Man hat ihre Reste in eiszeitlichen Ablagerungen Frankreichs (Fig. 45), Belgiens, Mährens, Niederösterreichs, Polens und Südrußlands nachgewiesen. Daraus ist der Schluß zu ziehen, daß die Gemse sich erst nach dem Rückzuge der Gletscher am Ausgange der vierten Eiszeit in das Gebirge zurückgezogen hat, da ihr das wärmer werdende Klima des Alpenvorlandes und der übrigen Gebiete, die sie während der Würmeiszeit bevölkerte, nicht zusagte. Sie dürfte wahrscheinlich asiatischen Ursprungs sein; M. SCHLOSSER (30) vertritt dagegen die Ansicht, daß sie in Nordamerika entstanden ist. Wir besitzen einstweilen keine fossilen Dokumente, welche uns über diese Frage aufzuklären vermöchten (vgl. S. 96).



Fig. 45. Darstellung von vier Gemsen (Capella rupicapra, L.), eingeritzt auf dem Bruchstücke eines Rentiergeweihes, gefunden in der Grotte von Gourdan, Haute Garonne. Aus der Magdalénienzeit. (Nach E. PIETTE.)

Ein Einwanderer nordischer Herkunft ist der Moschusochse (Ovibos fossilis), der in der Lößfauna von Krems durch einzelne seltene Reste belegt ist. Nach den Untersuchungen von R. KOWARZIK (31) hat er in der Tertiärzeit die Polargegenden bewohnt und ist am Schlusse dieser Epoche durch die Verschlechterung des Klimas gezwungen worden, nach Süden abzuwandern, so daß er England und Mitteleuropa erreichte. Der Rückzug des nordischen Inlandeises ermöglichte ihm eine zeitweise Rückkehr nach seiner Heimat, aus der er gemeinsam mit dem Schneehasen (Lepus variabilis), dem Eisfuchs (Canis lagopus), dem Vielfraß (Gulo borealis), dem Halsbandlemming (Myodes torquatus), dem Rentier (Rangifer tarandus), dem Schneehuhn (Lagopus) und anderen Polarformen nach Süden ausgewandert war. Nach dem Rückzuge der letzten Vergletscherung trat der Moschusochse (Fig. 46) wieder seine Rückwanderung in die Polarregionen an; nur die in England durch das Verschwinden der

Polarlandbrücke abgeschnittenen Herden gingen zugrunde. Der nach Norden abziehende Moschusochse wandelte sich in die heute lebende Moschusochsenart Ovibos mackenzianus um.

Neben diesen großen und mittelgroßen Huftieren bevölkerte ein gewaltiges Heer verschiedener Nagetiere die Lößsteppe der Würmeiszeit. Die Kleinheit der Reste ist die Ursache dafür, daß sie an vielen Fundorten übersehen worden sind; bei gelegentlichen Funden durch Laien werden in der Regel nur die besonders auffallenden, großen Knochenreste und Schädel gesammelt und die Reste der kleinen Nagetiere achtlos beiseite geworfen obwohl mancher ein weit größeres wissenschaftliches Interesse als irgend-



Fig. 46. Ostgrönländischer Moschusochse (Kuh) (Ovibos moschatus Wardi Lydekker). (Nach W. B. Scott.)

ein Mammutknochen oder ein anderer Rest der Großsäugetiere dieser Zeit besitzt, die ja heute schon verhältnismäßig gut bekannt sind. So bringt uns entweder nur eine von wissenschaftlichen Gesichtspunkten durchgeführte Grabung an einer reichen Fundstelle oder irgendein Zufallsfund einige Kenntnis von dem Kleintierleben der Lößzeit. Ein solcher Zufallsfund war die Entdeckung einer reichen Kleintierwelt, deren Reste in der Hirnhöhle eines Mammuts lagen, das in der Sumpfschichte von Heiligenstadt an der Basis des Lößes im Jahre 1863 gefunden wurde. In einer Ziegelei im Westen Wiens wurde eine Schichte bloßgelegt, die aus einem feinen, blaugrauen, sandigen Ton bestand; die Schichte lag unmittelbar über

dem sarmatischen, obermiozänen Tegel, auf dem sich in der Eiszeit ein Torfmoor gebildet hatte, dessen Moose (Hypnum aduncum und Hypnum giganteum) noch wohlerhalten waren. Daneben fanden sich Schalenreste der Schneckengattungen Planorbis, Clausilia, Achatina und Helix. In dieser Torfschichte steckte der Schädel eines Mammuts, daß im Sumpfe verendet war; dessen Hirnhöhle mußte aber lange Zeit frei über die Oberfläche des Moors vorgeragt haben, noch zu einer Zeit, da das Torfmoor bereits zur Steppe geworden war, denn der Schädel steckte nur mit seinem unteren Teile in der Sumpfschichte, während sein oberer Teil von Löß umhüllt war. Die Hirnhöhle dieses Mammutschädels war offenbar der Zufluchtsraum kleiner Tiere der Steppenlößzeit; nach A. NEHRING ließen sich unter ihren Resten folgende Arten bestimmen (32):



Fig. 47. Darstellung eines toten, auf der rechten Seite liegenden Braunbären (Ursus arctos L.), meist für die Umrißzeichnung eines Höhlenbären (Ursus spelaeus Ros.) gehalten. Der Höhlenbär ist in der Magdalénienzeit bereits erloschen gewesen; in keiner sicher datierbaren Station aus dieser Zeit sind Reste des Höhlenbären gefunden worden. Die Zeichnung stammt aus dem Magdalénien, muß also daher wohl den Braunen Bären darstellen. (Nach H. BREUIL.)

Talpa europaea (Maulwurf),
Sorex vulgaris (Spitzmaus),
Spermophilus sp. (guttatus?) (Ziesel),
Arvicola amphibius (Wasserratte),
„ ratticeps (nordische Wühlratte),
„ arvalis (oder agrestis) (Feldmaus),
Sminthus vagus (Birkenmaus),
Lagomys pusillus (Pfeifhase).

Diese Liste stellt nur einen kleinen Ausschnitt der Nagetierwelt aus der letzten Eiszeit dar. Zu dieser Liste wären noch verschiedene andere Arvicoliden, ferner der Halsbandlemming (Myodes torquatus), der Hamster (Cricetus frumentarius) und viele andere hinzuzufügen, um das Bild der Fauna kleiner Nagetiere dieser Zeit zu vervollständigen. Wahrscheinlich ist auch das Murmeltier (Arctomys) ein Bewohner der Lößgegend der Wachau gewesen, doch steht noch nicht fest, ob wir den Bobak oder das Steppenmurmeltier (Arctomys bobac) oder das Alpenmurmeltier (Arctomys marmota) in dieser Gegend anzunehmen haben; da der Bobak aus dem Löß Mährens nachgewiesen ist, wird er wohl auch das Donautal in der Würmeiszeit bewohnt haben. Das Alpenmurmeltier ist bis in die Gegend von Mainz (Eppelsheim) verbreitet gewesen; ob die Murmeltierreste aus dem Plistozän von Thüringen, Rheinland, Frankreich und Italien dieser Art oder der Steppenart zuzuschreiben

sind, muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Ich zweifle auch nicht daran, daß sich einige seltenere Arten wie die Bisamspitzmaus (Desmana moschata) noch in unserem Gebiete werden nachweisen lassen; dieser kleine Insektenfresser ist in den Plistozänbildungen Englands und Belgiens schon vor längerer Zeit entdeckt und vor einigen Jahren auch von Th. KORMOS im Plistozän der Felsnische Puskaporos in Ungarn nachgewiesen worden (33). Es ist somit leicht möglich, daß er auch in den zwischen Belgien und Ungarn gelegenen Gebieten gefunden werden wird, wenn einmal der Kleintierwelt der Eiszeit höhere Aufmerksamkeit als bisher zugewendet wird. Ob der Steppenspringer (Alactaga jaculus) so weit südwärts vorgedrungen ist, daß wir ihn in den Lößbildungen Niederösterreichs erwarten dürfen, ist allerdings sehr fraglich, aber keineswegs ausgeschlossen.

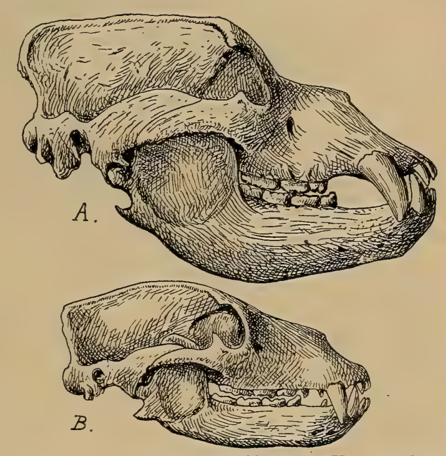


Fig. 48. A: Schädel des Höhlenbären (Ursus spelaeus Ros.) aus eiszeitlichen Ablagerungen in Höhlen Mitteleuropas; B: Schädel des Braunen Bären (Ursus arctos L.), beide im gleichen Verhältnisse verkleinert. Zu den wichtigsten und am meisten in die Augen fallenden Unterschieden beider Arten gehört das steil eingesenkte Stirnprofil des Höhlenbären im Gegensatze zu der flacheren Stirne des Braunbären sowie das Vorhandensein mehrerer kleiner Lückenzähne hinter den Eckzähnen des Braunbären, während diese Zähne dem Höhlenbären in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle gänzlich fehlen und höchstens im jugendlichen Alter aufzutreten pflegen.

Daß die kleinen und großen Raubtiere bei dem reichen Tierleben der Lößgegenden Niederösterreichs eine reiche Beute zu machen imstande waren, ist nicht erstaunlich; sie werden daher wohl auch in großer Zahl vorhanden gewesen sein. Um so befremdender ist die große Seltenheit der größeren Raubtiere in den Lößablagerungen von Krems.

Höhlenbären (Fig. 48) und Höhlenhyänen (Fig. 49) dürfen wir freilich in den Ablagerungen einer Steppe kaum erwarten; beide Arten haben in Höhlen und größeren Felsspalten gehaust und ihre Schlupfwinkel nur verlassen, um auf Nahrung auszugehen. Daraus erklärt sich einerseits der stellenweise enorme Reichtum von Resten des Höhlenbären und der Höhlenhyäne in einzelnen Höhlen und ihre

Seltenheit in den Ablagerungen der freien Steppe. Auf ihren oft weitausgedehnten nächtlichen Raubzügen werden die Hyänen wohl auch die Steppengegenden der Wachauer Landschaft durchstreift haben. Die Darstellungen von Bären in den französischen Höhlen sind deshalb kaum auf den Höhlenbären zu beziehen, weil diese

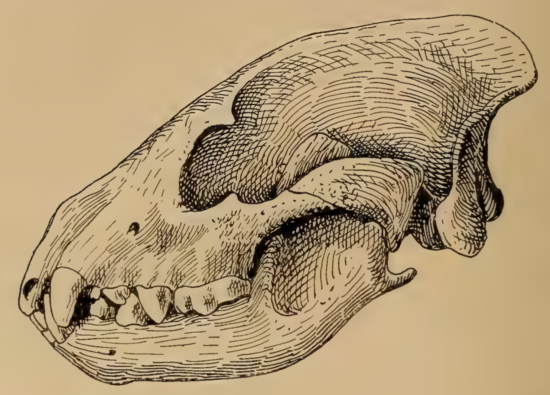


Fig. 49. Schädel der Höhlenhyäne (Hyaena crocuta, Var. spelaea Goldf.).

Art zur Magdalénienzeit bereits erloschen gewesen zu sein scheint; Knochenreste des Höhlenbären liegen aus dieser Zeit nicht vor.

Dagegen sind die Wölfe (Fig. 50) und Füchse in den Lößablagerungen der Kremser Gegend außerordentlich häufig anzutreffen;



Fig. 50. Polychrome Darstellung eines Wolfes an der Wand der Grotte von Font-de-Gaume, Dordogne; Magdalénienzeit. (Nach H. Breuil.)

ebenso ist auch die Anwesenheit des Polarfuchses (Canis lagopus) durch zahlreiche Reste im Löß des Hundssteiges belegt.

Der gewaltigste Räuber dieser Zeit (Fig. 51, 52) war der Höhlenlöwe (Felis spelaea). Er ist in vielen eiszeitlichen Ab-

lagerungen Europas nachgewiesen worden und war nach unseren heutigen Kenntnissen von Spanien (Allueva, Arragon) durch Frankreich, England, Belgien, Deutschland, Österreich, Ungarn bis nach Südrußland verbreitet; er erreichte die Nordgrenze seiner Verbreitung bei Gowel und Kirkdale in England, Thiede in Deutschland, in Galizien und im Gouvernement Perm in Rußland (34), während er im Süden



Fig. 51. Schädel eines Höhlenlöwen (Felis spelaea Goldf.) aus der Höhle von Mars bei Vence (Meeralpen), der von M. BOULE (1906) als Felis leo, Var. Edwardsi beschrieben wurde, während ihn BOURGUIGNAT für einen Tiger gehalten hatte (Tigris Edwardsiana.) $^1/_4$ der natürlichen Größe. (Nach M. BOULE.)

in Italien, Sizilien, Algier, der Balkanhalbinsel, Kleinasien und Syrien lebte.

Diese riesenhafte Katzenart, die den lebenden Löwen bis um ein Drittel seiner Größe übertraf, hat sich seit dem Rückgange der

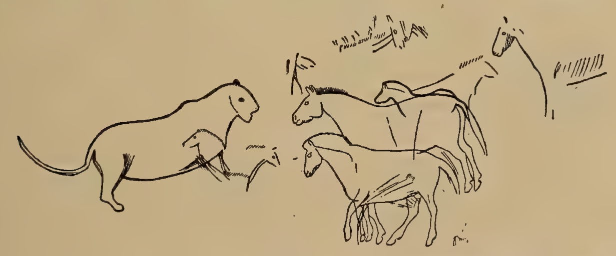


Fig. 52. Umrißzeichnungen eines Löwen und mehrerer Wildpferde (Equus ferus, Pallas) aus der Grotte von Font-de-Gaume, Dordogne. Magdalénienzeit. (Nach H. BREUIL.)

letzten eiszeitlichen Vergletscherung allmählich aus Mitteleuropa zurückgezogen und scheint sich am längsten noch auf der Balkanhalbinsel und in Kleinasien erhalten zu haben. Wahrscheinlich ist der Höhlenlöwe in diesen Gegenden in den heute noch in Persien und Arabien einheimischen Rassen des Felis leo aufgegangen, wie W. SOERGEL (3) dargelegt hat. Auch der Höhlenlöwe dürfte ebenso

wie der lebende Löwe nur sehr selten in Rudeln gelebt, wenn auch vielleicht zuweilen in Rudeln gejagt haben, und dies ist wohl einer der Gründe, weshalb wir seinen Resten sowohl in Höhlen als auch im Steppenlöß so selten begegnen. In Höhlen hat er sich wohl nur gelegentlich zurückgezogen, ebenso wie der lebende Löwe; die großen Katzenarten hausen fast ausnahmslos im Freien. Daß das in der Schoferhöhle gefundene Höhlenlöwenskelett den Überrest eines Eindringlings darstellt, der von den die Höhle bewohnenden Höhlenbären überfallen und zerrissen wurde, hat M. SCHLOSSER (30) wahrscheinlich gemacht und dasselbe mag wohl auch in anderen Fällen zur Erklärung vereinzelter Reste von Höhlenlöwen in jenen Höhlen dienen können, die von Höhlenbären beherrscht waren.

Neben dem Höhlenlöwen hat sich im Löß von Krems der Rest einer großen *Wildkatze* gefunden, die den Panther an Größe übertraf. Ob dieser Rest dem *Leoparden* (Felis pardus) zuzuschreiben ist, ist einstweilen noch nicht sicher; überhaupt sind die Angaben vom Vorkommen dieser Art im Plistozän Mitteleuropas recht fraglich. Dagegen ist anzunehmen, daß schon in der Würmeiszeit die kleine Felis manul, die *Steppenkatze* der Felsgegenden Zentralasiens, in Mitteleuropa lebte, wohin sie den aus diesen Gebieten stammenden kleinen Nagetieren und Steppenvögeln gefolgt sein dürfte; im Magdalénien des Schweizersbildes bei Schaffhausen ist sie von STUDER nachgewiesen worden. Weitere Wildkatzenarten der letzten Eiszeit Mitteleuropas sind der *Luchs* (Felis lynx) und die *Wildkatze* (Felis catus). Sie sind bis jetzt bei Krems nicht gefunden worden, haben aber jedenfalls zum Bestande der damaligen Raubtierfauna dieses Gebietes gehört. Der heute in den Polargegenden heimische *Vielfraß* (Gulo borealis) war als Begleiter der aus diesen Gebieten nach Süden abgewanderten Fauna auch bis in die Gegend von Krems gelangt, wie die im Löß des Hundssteiges allerdings sehr seltenen Reste beweisen. Unter den kleineren Raubtieren waren der *Iltis* (Mustela putorius), der *südrussische Iltis* (Mustela Eversmanni), das *Wiesel* (Mustela nivalis) und das *Hermelin* (Mustela erminea) in Mitteleuropa während der letzten Eiszeit vorhanden; wir dürfen, um das Bild der Fauna von Krems in der Aurignacienzeit zu vervollständigen, auch hier ihre Anwesenheit voraussetzen.

Recht dürftig ist das Bild, das wir uns von der damaligen *Vogelwelt* zu rekonstruieren imstande sind. Im wesentlichen wird sie wohl ein Gemisch polarer und zentralasiatischer Steppenformen dargestellt haben; zu den häufigsten Hühnervögeln hat wohl das *Moorhuhn* gehört, das fast überall in den niederösterreichischen und mährischen Lößstationen nachgewiesen ist. Unter den großen Raubvögeln liegen aus anderen Lößstationen die Reste des *Uhu*

(Bubo maximus) und anderer Eulen (35), von Tagraubvögeln die verschiedener Adler vor.

Haben wir nunmehr in großen Zügen die verschiedenen Elemente der Kremser Fauna während der würmeiszeitlichen Lößperiode zu erfassen gesucht, um uns ein Lebensbild jener Epoche der Plistozänzeit rekonstruieren zu können, so fehlt uns jetzt noch der Rahmen der Vegetation.

Die Rekonstruktion der Flora der Würmeiszeit ist wohl einstweilen nur auf theoretischem Wege möglich, da wir so gut wie keine fossilen Dokumente aus der Pflanzenwelt der Lößzeit von Krems erhalten haben. Die einzigen Belege sind die Holzkohlen in den Feuerstätten der Mammutjägerhorden; eine genauere Bestimmung der Kohlenstückchen ist schwer möglich, und wir müssen uns mit der Feststellung bescheiden, daß das Holz von Tannen oder Föhren herrührt. Da einzelne Kohlenstücke ziemlich massig sind, läßt sich daraus schließen, daß sie von kräftigen Bäumen stammen, die aber einen niederigen Wuchs aufgewiesen haben müssen, wie aus dem Verlaufe der Fasern hervorgeht.



Fig. 53. Einige Beispiele von Blütenpflanzen aus der Hochgebirgsflora der Alpen. a Potentilla nitida. b Viola calcarata. c Ranunculus alpestris. d Primula Clusiana. (Nach A. Hayek.)

Diese Daten würden allerdings kaum ausreichen, um uns eine greifbare Vorstellung von dem Landschaftsbilde zu verschaffen, das die Wachau während der Würmeiszeit bot. Wir haben aber einen Weg, der uns ein immerhin in den Grundzügen zu zeichnendes Bild der Pflanzenwelt dieses Gebietes zu verschaffen vermag, das ist die Analyse der heutigen Alpenflora.

Die Flora unserer Hochalpen stellt sich auch dem Laien als eine Gemeinschaft von Pflanzen dar, die sich in ihrer Mehrzahl

durch eine Reihe von Merkmalen von der Pflanzenwelt der tiefer gelegenen Berge und Ebenen bestimmt unterscheidet. Zu diesen Eigentümlichkeiten gehören vor allem der zwerghafte Wuchs, die grellen Blütenfarben und der starke Blütenduft; die Blätter sind entweder klein, glänzend und lederartig oder fleischig und dicht behaart. Vielfach bilden die Alpenpflanzen Polster und Rasen; die überwiegende Mehrzahl der alpinen Blütenpflanzen, deren Gesamtsumme etwa 500 Arten beträgt, ist ausdauernd, und nur 4 % sind einjährig. Entsprechend der kurzen Zeitspanne, die den hochalpinen Pflanzen zum Wachsen, Blühen und Fruchten zur Verfügung steht, drängt sich die Vegetationszeit auf wenige Wochen zusammen; der Winterschlaf mancher Arten kann bis $10^1/_2$, im günstigsten Falle $8^1/_2$ Monate dauern.

Dieser „alpine Habitus“ ist nicht nur den Pflanzen unserer Alpen in der Hochgebirgsregion eigentümlich, sondern findet sich bei den Pflanzen aller Hochgebirge der ganzen Erde; er ist die Folge der eigenartigen Lebensbedingungen, die unter gleichen äußeren Umständen bei den Angehörigen der verschiedensten Pflanzenfamilien die gleichen Organisationsänderungen in Gestalt „konvergenter“ oder „paralleler“ Anpassungen auslösen.

Verschiedene Gründe haben die Botaniker zu der Erkenntnis geführt, daß die überwiegende Mehrzahl unserer hochalpinen Pflanzen ein verhältnismäßig hohes geologisches Alter besitzt und daß — nach R. VON WETTSTEIN — etwa 80 % der Hochgebirgsflora unserer Alpen noch aus der Tertiärzeit stammen (36). Zu diesen alten Elementen gehören z. B. die großblumigen Primeln und Enziane, die Alpenrosen, die Soldanellen, die Pedicularisarten, die Glockenblumen, der echte Speik (Valeriana celtica), die eigentümliche Gattung Wulfenia, die meisten Arten des Steinbrechs (Saxifraga) u. v. a. (Fig. 53).

Diese farbenprächtigen Blütenpflanzen der Hochalpen können aber unmöglich während der langen Zeit ihre einstigen und heutigen Gebiete bewohnt haben, während der fast die ganzen Alpen mit Ausnahme weniger Randgebiete unter einer mächtigen Eisdecke begraben lagen, die ihre Gletscherzungen weit hinaus in das heutige Alpenvorland vorstreckte. Nur an wenigen geschützten Stellen mögen da und dort einige Arten noch innerhalb des Gebirges (37) ihr kümmerliches Dasein gefristet haben; die Hauptmasse des Alpengebirges muß zur Zeit des Vergletscherungsmaximums lebensleer gewesen sein.

Ebenso wie die in das Alpenvorland vordringenden Alpengletscher während der verschiedenen Eiszeiten im Rahmen der großen Epoche, die wir im allgemeinen als „Eiszeit“ zu bezeichnen

pflegen, die Alpenflora vor sich her bis hinaus in die Niederungen gejagt haben, so hat auch das von Norden her zu denselben Zeiten



Fig. 54. Dryas octopetala, L., die Silberwurz. Blühende Pflanze und Fruchtstand. Natürliche Größe. (Aus dem „Atlas der Alpenflora", herausgegeben vom Deutsch-Österreichischen Alpenverein.)

vordringende nordische Inlandeis die arktische Flora (z. B. Dryas octopetala, Saxifraga cernua, Polygonum viviparum, Arctostaphylos uva

ursi) nach Süden vertrieben. Vor dem Eisrand spannte sich eine Zone aus, die durch das Vorherrschen der Dryas octopetala als die Dryaszone bezeichnet werden kann; in weiterer Entfernung vom Eisrande folgt dem Dryasgürtel ein Vegetationsstreifen, in dem Betula pubescens und Populus tremula die Führerrolle spielen, und der äußerste Gürtel wird durch Bestände von Pinus silvestris gekennzeichnet. Auch beim Rückzug des Inlandeises sind diese drei Gürtel dem Eisrande vorgelagert gewesen und langsam weiter nach Norden zurückgerückt.

Durch diese Flucht der Alpenpflanzen vor den nachdrängenden Alpengletschern und der Flucht der nordischen Pflanzen vor der



Fig. 55. Rasen von Dryas octopetala, L., auf dem Dürrenstein (Niederösterreich), in 1800 m Höhe. Phot. E. ZEDERBAUER. (Nach F. VIERHAPPER.)

ungeheuren und alles unter sich begrabenden Masse des Inlandeises ist in dem immer schmäler werdenden Raume zwischen den beiden Vereisungsgebieten eine Mischung der alpinen und der nordischen Pflanzen erfolgt. Als sich die Gletscher wieder in das Hochgebirge und nach Skandinavien zurückzogen, wanderten die Pflanzen dem Eisrande nach; aber die alpine Flora war um nordische Zuwanderer, die arktische um alpine Elemente vermehrt worden. Dies ist die Erklärung dafür, daß wir heute im Norden echt alpine Elemente, in den Alpen echt arktische Elemente der Flora antreffen. Solche nordische Elemente, die heute bei uns heimisch geworden sind, sind z. B. Dryas octopetala (Fig. 54, 55) Ranunculus glacialis,

Papaver alpinum, Cardamine alpina, Braya alpina, Alsine biflora, Sibbaldia procumbens, Saxifraga stellaris, cernua (Fig. 56), aizoides, Arctostaphylos uva ursi (Fig. 57), Polygonum viviparum (Fig. 58) und viele Arten der Gattungen Juncus und Carex. Alle diese Pflanzen bevorzugen nasse und kühle Orte und steinige Geröllhalden oder Moränen; es sind fast durchaus Arten, die unscheinbare Blüten besitzen, die auf die nordische Insektenarmut hindeuten und deren



Fig. 56. Nickender Steinbrech (Saxifraga cernua, L.). (Aus dem „Atlas der Alpenflora" des Deutsch-Österreichischen Alpenvereins.)

Befruchtung nicht durch blütenbesuchende Hummeln, Schmetterlinge, Fliegen und andere Insekten, sondern durch den Wind herbeigeführt wird.

Aus der einstmals bis in das niederösterreichische Hügelland und den Wienerwald herabreichenden Verbreitung der Alpenpflanzen in der Zeit der größten Vereisung erklären sich verschiedene Erscheinungen in der geographischen Verbreitung hochalpiner Pflanzenarten. Die Kalkgebiete des Schneeberges und der Rax beherbergen

eine außerordentlich reiche Alpenflora, die an Artenzahl die zentral gelegenen Gebiete unserer Hochgebirge bedeutend übertrifft, so daß z. B. die Flora der Hohen Tauern im Vergleiche zur Flora des niederösterreichischen Schneeberges als arm zu bezeichnen ist. Der



Fig. 57. Bärentraube (Arctostaphylos uva ursi, L.). (Aus dem „Atlas der Alpenflora", herausgegeben vom Deutsch-Österreichischen Alpenverein).

Grund für diese Erscheinung ist darin zu suchen, daß diese örtlichen Ausläufer der Hochalpen nicht mehr in der Zone der starken Vergletscherung gelegen waren und daß die Hochalpenpflanzen keine so weiten Wege hin und zurück zu durchmessen brauchten wie die

Angehörigen der Hochalpenflora der Hohen Tauern, die von ihren Standorten beim Beginne der Eiszeit bis weit hinaus in das Salzburger Vorland getrieben worden waren. Noch ein anderer Umstand bestätigt den Verlauf einer Wanderung der Alpenflora in die Gebiete der Vorberge und des Hügellandes. Bis nach Böhmen hinein finden wir da und dort versprengte Standorte alpiner Pflanzen, wie Aster alpinus, Myosotis alpestris, Rubus saxatilis und Saxifraga aizoon; in der Umgebung Wiens war bis in die letzten Jahre die jetzt von Ausflüglern ausgerottete Aurikel (Primula auricula) in den Dolomitfelsen von Mödling zu finden, während die hier gleichfalls wachsenden unscheinbaren Arten Saxifraga aizoon und Calaminthe alpina der sinnlosen Vernichtungswut der „botanisierenden" Großstädter entgangen sind. „Bei Weißenbach an der Triesting", schreibt R. VON WETTSTEIN (36), „tritt Primula farinosa hinzu, auf den Felsen zwischen Weißenbach und Gießhübel treffen wir die



Fig. 58. Knospenknöterich (Polygonum viviparum, L.). (Aus dem „Atlas der Alpenflora", herausgegeben vom Deutsch-Österreichischen Alpenverein.)

gelbblühende Draba affinis, und setzen wir unseren Weg bis nach Kaltenleutgeben fort, so können wir dort außer einigen der genannten Arten noch Rosa alpina und Scolopendrium officinarum finden. Und in ganz gleicher Weise können wir Inseln alpiner Pflanzen am Nordrande der Alpen bis zum Genfer-See verfolgen. In neuerer Zeit sind diese Pflanzen gewiß nicht an ihren heutigen Standort gelangt, dazu hätte jede Gelegenheit gefehlt; sie müssen als Reste der Flora angesehen werden, welche während der Eiszeit an den Standorten oder unfern derselben vorkam."



Fig. 59. Florenbild von der Raxalpe in Niederösterreich, aus ca. 1800 m Höhe: Primula Clusiana (links unten), Silene acaulis f. longiscapa (links oben), Viola alpina (Mitte) und Primula auricula (rechts). (Nach einer Photographie von E. ZEDERBAUER, aus F. VIERHAPPER, „Führer z. d. Exkurs. d. II. internat. bot. Kongr.", Wien 1905.)

Außer diesen beiden Elementen verschiedener Herkunft, dem einheimischen alpinen Element der Alpenflora, das den Rest der schon in der Tertiärzeit in den Alpen vorhandenen Hochgebirgsflora (Fig. 59) darstellt, und dem von Norden stammenden arktischen Element, das nach dem Rückzuge der Vergletscherung mit den alteinheimischen Florenelementen in die Alpen eindrang, finden wir aber in der Hochgebirgsflora der Alpen noch eine Reihe weiterer Florenelemente anderer Herkunft.

Wir sind von Jugend auf gewohnt, im Edelweiß (Leontopodium alpinum) sozusagen die Verkörperung der Alpenflora zu erblicken; diese schöne und vielbegehrte Pflanze ist aber zu dieser Ehre ganz unverdient gelangt. Sie lebt heute nicht nur in den Alpen, wo sie namentlich in den Südalpen, z. B. in Südtirol, eine

sehr häufige Hochwiesenpflanze ist, sondern auch in den Pyrenäen und Karpathen; dem Kaukasus fehlt sie und tritt erst wieder in Turkestan und im Alatau auf. In Südwestsibirien ist sie eine der gemeinsten Wiesen- und Steppenpflanzen und dehnt ihr Verbreitungsgebiet in Asien vom Altai bis zum Himalaya, Pamir, Tibet, China und Japan aus. Ihre ursprüngliche Heimat ist wahrscheinlich in Ostasien zu suchen, wie DIELS (1898) dargelegt hat.

Das Edelweiß gehört somit zu einer Gruppe von Pflanzen, die als asiatische Einwanderer in die Alpen gelangt sind (38). Diese Wanderung konnte nur zu einer Zeit erfolgen, da die Niederungen zwischen den Gebirgszügen, die diese Flora heute besiedelt, ein Klima besaßen, wie es heute in den sibirischen Steppen herrscht. Das kann nicht vor Beginn der Eiszeit geschehen sein, sondern nur in einer Periode, in der auch die ersten Wellen der zentralasiatischen Steppenfauna bis in unsere Gegenden vorgedrungen sind, also in der Eiszeit. Freilich sind ja schon viel früher, zuerst in schwachen Andeutungen im Miozän, dann in einer stärkeren Flutwelle im Unterpliozän, Auswanderungen von Steppenfaunen aus Zentralasien nach Europa erfolgt; aber diese unterpliozäne Steppenfauna besaß einen ganz anderen Charakter als die glaziale Steppenfauna. Ihre Elemente bilden zusammen die in Europa weit verbreitete Pikermifauna, von der wir noch zu sprechen haben werden; deren letzte Reste leben heute in der Fauna Afrikas fort und zu ihr gehören die Gazellen, Giraffen, Nashörner, Löwen, Hyänen, Affen usw., kurz, die ganze Tiergesellschaft, wie sie heute z. B. die Massaisteppe bewohnt. Aber diese Buschsteppenfauna asiatischer Herkunft war an ein wärmeres Klima gebunden, als es heute in der südsibirischen Steppe herrscht und als es in der Eiszeit daselbst geherrscht hat, zu einer Zeit, da die Wellen der eiszeitlichen Steppenfauna nach dem Westen fluteten und in Europa eindrangen. Die Einwanderung des Edelweiß kann nicht zur Zeit der Auswanderung der tertiären Buschsteppenfauna aus Zentralasien im Pliozän stattgefunden haben, sondern kann nur in der Eiszeit erfolgt sein.

Das Edelweiß ist aber nicht der einzige Vertreter dieser sibirischen Auswanderergruppe der asiatischen Flora, die sich bis zum heutigen Tage in den Alpen erhalten hat. Wie F. VIERHAPPER gezeigt hat (39), ist im Quellgebiete der Mur, im Lungau, in etwa 20 Exemplaren eine Pflanze erhalten, die ein Glazialrelikt sibirischen Ursprungs darstellt: Conioselinum tartaricum (Fig. 60). Die Analyse der mit dieser Art zusammenlebenden Flora hat ergeben, daß Conioselinum tartaricum inmitten einer größeren Wanderungsgenossenschaft in die Alpen eingedrungen ist. Diese Pflanzengenossenschaft

ist namentlich durch die Zirbelkiefer oder Arve (Pinus cembra) und die Lärche gekennzeichnet. Sie kann dem alpinen und dem arktischen Element der Alpenflora als ein drittes, das sibirische, angereiht werden.



Fig. 60. Conioselinum tartaricum, Fisch., Forma typica, Vierhapper, aus dem Göriachtale im Lungau (Salzburg), in 1475 m Meereshöhe: der einzige bisher bekannte Standort dieser Pflanze in den Alpen, die ihr Hauptverbreitungsgebiet in den riesigen Waldbezirken des europäischen und asiatischen Rußlands besitzt. Etwa $^2/_5$ der natürlichen Größe. (Nach F. VIERHAPPER.)

Dagegen gehören die Alpenrosen, die wir zunächst dem Edelweiß als typische Repräsentanten der Alpenflora anzusehen gewohnt sind, dem altalpinen, tertiären Grundstock der Alpenflora an. Rhododendron hirsutum und Rh. ferrugineum sind Vertreter einer Gruppe, die östlich von den Alpen erst wieder in Afghanistan auftritt; dem Kaukasus fehlen beide Alpenrosenarten. Der schöne Rhodothamnus Chamaecistus (Fig. 61) lebt in unseren Alpen und in den Gebirgen Sibiriens. Nach ENGLER (1879) sind Rhododendron hirsutum und ferrugineum im Mediterrangebiet aus



Fig. 61. Rhodothamnus Chamaecistus im Sanntale in Südsteiermark, in ca. 1400 m Höhe (Nach F. VIERHAPPER, phot. G. KRASKOVITS.)

einem Typus entsprungen, der von Asien dorthin eingewandert war; diese Einwanderung ist aber jedenfalls in sehr alter Zeit erfolgt und wir dürfen wohl annehmen, daß bei Beginn der Eiszeit die Alpenrosen durch die einbrechende Kälte von den Höhen talabwärts gejagt wurden, sich in den Zwischeneiszeiten wieder, der Schneegrenze folgend, in die Höhe zogen, wieder verjagt wurden und sich erst nach dem Rückzuge der Gletscher am Ausgange der Würmeiszeit in ihrem heutigen Verbreitungsgebiete ansiedelten.

Rh. hirsutum kommt auch in den Karpathen, Rh. ferrugineum in den Pyrenäen vor.

Von besonderem florengeschichtlichem Interesse ist der Nachweis des fossilen Vorkommens von Rhododendron ponticum (Fig. 62) in der interglazialen Breccie von Hötting bei Innsbruck durch R. VON WETTSTEIN (40) und in der interglazialen Seekreide von Pianico Sellere am Iseo-See durch E. FISCHER. Auch in interglazialen Bildungen von Schaffhausen ist Rhododendron ponticum nachgewiesen worden, das heute noch in Kleinasien, im Kaukasusgebiete, in Portugal und Südspanien und, wie VON WETTSTEIN kürzlich an von F. X. SCHAFFER im Istrandscha-Dagh bei Urgas im Balkan aufgenommenen Photographien nachweisen konnte, auch im Balkan lebt. Sie ist heute eine typische Reliktenpflanze; aus den Alpen ist sie heute gänzlich verschwunden.



Fig. 62. Blatt des rezenten Rhododendron ponticum, L., ident mit der Form aus der Höttinger Breccie bei Innsbruck. Natürliche Größe. (Nach R. VON WETTSTEIN.)

Die Rhododendren sind eine ausgesprochen asiatische Gruppe; Japan und die Sundainseln werden von zahlreichen Arten bewohnt, die letzteren von Rhododendron retusum, das in hohem Grade an unsere Alpenrosen erinnert. Sie haben also jedenfalls im Tertiär Asiens eine große Rolle gespielt und wohl damals schon als Unterholz und Gestrüpp im subalpinen Nadelwald gelebt.

Die Einwanderung des Rhododendron ponticum scheint jedoch nicht in einer Zeit geschehen zu sein, in der die sibirischen Florenelemente über das Steppenland nach Westen vordrangen, und auch nicht zu der Zeit, da sich im Alpenvorland die altalpinen Elemente der Alpenflora mit den arktischen Flüchtlingen vermischten, sondern zu einer wärmeren Zeit, die VON KERNER (38) und VON WETTSTEIN (36) als die „aquilonare“ bezeichneten. Rhododendron ponticum liegt in der Höttinger Breccie mit anderen Arten zusammen, die auf ein bedeutend

wärmeres Klima hindeuten, als es heute im Inntale herrscht; unter diesen fallen Chamaebuxus alpestris, Buxus sempervirens, Potentilla micrantha, Hedera helix, Brunella grandiflora, Ilex glacialis besonders auf.

Weisen schon diese Elemente, die sich in einer interglazialen Ablagerung inmitten der Alpen gefunden haben, darauf hin, daß die Vereisung der Alpen durch mindestens eine wärmere Zwischeneiszeit unterbrochen wurde, so wird diese Auffassung noch dadurch gestützt, daß wir in den Nordhängen der Alpen an vielen Stellen einzelne südliche Pflanzenarten antreffen, die nach R. von Wettstein unmöglich an Ort und Stelle die Zeiten der größten Vergletscherungen überdauert haben können. Zu diesen südlichen Gästen unserer Voralpenflora gehört Narcissus poëticus, der heute im Süden und Südosten Europas seine Heimat besitzt; er tritt in einzelnen Inseln in geschützten Alpentälern wie in der Grünau in Oberösterreich und in Lunz in Niederösterreich auf. „Unweit davon finden wir im Frühjahre Crocus Neapolitanus und Anemone Appennina, zwei Pflanzen, die schon durch ihre spezifische Bezeichnung beweisen, daß sie anderer Herkunft sind. Auf dem Berge Göller in Niederösterreich und um Lilienfeld ist bis vor kurzer Zeit die Pfingstrose (Paeonia corallina) vorgekommen, geradeso, wie sie heute noch das Mühlbachhorn bei Reichenhall ziert. Bei St. Pölten ist vor wenigen Jahren ein sehr merkwürdiger südlicher „Mäusedorn" (Ruscus hypoglossum) an einem Standorte in Menge gefunden worden, der die Annahme eines Verwilderns absolut nicht zuläßt. Und gehen wir weiter nach Westen, so finden wir bei Steyr in Oberösterreich den Buxbaum (Buxus sempervirens) sowie den von uns als Jasmin kultivierten Pfeifenstrauch (Philadelphus coronaria). An der durch ihre wilden Felspartien und mächtig aufstrebenden Bergformen berühmten Solsteinkette finden wir nördlich von Innsbruck in einer ganz alpinen Umgebung die südliche Hopfenbuche (Ostrya carpinifolia) und das Federgras (Stipa-Arten). Diese und eine Reihe weiterer ähnlicher Vorkommnisse in der Schweiz, so im Rheintal bei Chur, bei Schaffhausen, am Vierwaldstätter See, in Glarus und im Jura beweisen, daß wir es da nicht mit zufälligen Standorten zu tun haben, sondern mit Belegen für die ehemalige weite Verbreitung einer Flora von ganz anderem Charakter."

Diese Tatsachen weisen mit Entschiedenheit darauf hin, daß wir unter den Elementen der Alpenflora auch noch südliche oder meridionale („aquilonare") Einwanderer zu unterscheiden haben. Ob ihr Eindringen in die Alpen gleichzeitig oder zu verschiedenen warmen Zwischeneiszeiten erfolgt ist, entzieht sich einstweilen einer genauen Feststellung.

Haben wir nunmehr wenigstens in den Hauptzügen die Geschichte der Alpenflora in der Eiszeit verfolgt, so wollen wir jetzt noch kurz die Frage streifen, in welchem Verhältnisse die Ablagerung des Lößes im Alpenvorland zu der Vergletscherung des Gebirges steht.

Der Löß wird jetzt wohl allgemein als ein Gestein betrachtet, dessen Entstehung — von vereinzelten Ausnahmen abgesehen — äolischen Ursprunges ist. Der Löß erscheint nach den verschiedenen sehr eingehenden Untersuchungen über seine Entstehung als der vom Winde verwehte und als Steppenstaub zusammengetragene Hochwasserschlamm der großen Flüsse und Ströme der Eiszeit. Daraus erklärt sich auch, daß seine Verbreitung fast durchaus dem Laufe dieser Stromtäler folgt und daß wir weitab von eiszeitlichen Flußläufen keine Lößablagerungen kennen.

Während jedoch früher A. PENCK den Löß als eine Ablagerung betrachtete, deren Entstehung in eine der Zwischeneiszeiten fällt, sind in den letzten Jahren zahlreiche Tatsachen bekannt geworden, die beweisen, daß auch während der letzten Eiszeit (Würmeiszeit) die Lößbildung angedauert hat. Der Löß wird von manchen Forschern geradezu als eine den Vergletscherungsperioden entsprechende Bildung betrachtet und die dunkelbraunen „Laimenzonen", die den Löß durchziehen, als die Spuren einer feuchteren und wärmeren Zeit angesehen, welche die Lößbildung unterbrach; dann würden die Laimenzonen als Ablagerungen der Zwischeneiszeiten anzusehen sein. In vielen Fällen handelt es sich jedoch in der „Verlaimung" des Lößes um eine Humusbildung, die nur kurze Zeit hindurch andauerte und nicht notwendigerweise mit einer der großen Zwischeneiszeiten zusammenzufallen braucht.

Daß kleinere Klimaschwankungen sowohl innerhalb der warmen Interglazialzeiten als während der Glazialzeiten selbst eingetreten sind, beweisen die Spuren derartiger Schwankungen während der letzten Eiszeit und kurz nach derselben, die sich sowohl im Alpenvorland als auch innerhalb des Gebirges feststellen ließen, wie die Laufenschwankung und die Stillstandszeiten während des letzten Rückzugs der Würmgletscher, die A. PENCK als das „Bühlstadium", „Daunstadium" und „Gschnitzstadium" bezeichnet. Die drei letzteren fallen bereits in die Postglazialzeit, in die Zeit der Kulturstufe des Magdalénien.

Wir haben früher erwähnt, daß das nordische Inlandeis von drei aneinanderschließenden Vegetationsgürteln umsäumt war; zunächst am Eisrande von der Zone der Dryas octopetala, in weiterer Entfernung von der Zone der Betula pubescens und der Populus tremula, während die äußerste Zone durch Waldbestände von Pinus

silvestris bezeichnet ist. Finden wir nun an einer und derselben Stelle die Ablagerungen mit den für die drei Gürtel bezeichnenden Leitpflanzen übereinander, so können wir daraus schließen, daß das Klima fortschreitend wärmer geworden sein muß. Es folgen also auf die Schichten mit Dryas octopetala, die der letzten Eiszeit, der „Dryaszeit“ entsprechen, in einem solchen Falle zunächst Schichten mit der *Birke* aus der wärmeren Birkenzeit und darüber Schichten mit der *Kiefer* aus der Kiefernzeit. Wir wissen aber weiter, daß auf diese Kiefernzeit eine Periode gefolgt ist, in der die immergrüne Eiche (Quercus robur) mit Ilexbeständen herrschte. Diese Zeit bezeichnet das Maximum der Wärmezunahme in der Postglazialzeit; die Eiche wird von der Buche (Fagus silvatica) verdrängt, was einer Abnahme der Temperatur gegenüber der Eichenzeit entspricht. Wir haben also, aufeinanderfolgend, folgende Stufen der Pflanzenbesiedlung in Mitteleuropa anzunehmen:

Gegenwart	Fagus silvatica (Buchenzeit)	Kälteres Klima als zur Eichenzeit
Postglazialzeit	Quercus robur und Ilex (Eichenzeit)	Maximum der Wärmezunahme in der Postglazialzeit
	Pinus silvestris (Kiefernzeit)	Wärmer als zur Birkenzeit
	Betula pubescens und Populus tremula (Birkenzeit)	Wärmer als zur Dryaszeit
Würmeiszeit (gegen Ausgang)	Dryas octopetala (Dryaszeit)	Arktisches Klima

Wenn wir nun daran gehen, uns ein Vegetationsbild der Wachauer Gegend in der Mitte der Würmeiszeit zu rekonstruieren, so haben wir uns zu vergegenwärtigen, daß diese Zeit beiläufig dem *Maximum der Vereisung in der letzten Eiszeit* entspricht.

Wir befinden uns in Krems ziemlich weit von den Eisrändern der Alpengletscher; nur der Steyrgletscher trat noch verhältnismäßig weit aus dem Kremstale heraus und schob seine Eismassen in einem Bogen zwischen dem Almtale und dem Steyrtale im Alpenvorland bis über Kremsmünster hinaus vor, aber die östlicher gelegenen Teile der Ostalpen entsandten keine Gletscher in das Alpenvorland. So dürfen wir annehmen, daß die unvergletschert gewesenen Berge der Flyschzone und der nördlichen Kalkzone bis Wien die Heimstätte für die aus dem Hochgebirge verjagten Alpenpflanzen bildeten; wir haben früher einige Stellen genannt, wo sich Reste dieser Flüchtlinge bis heute erhalten haben.

Der von der Donau durchströmte Südrand des bojischen Massivs hat wahrscheinlich gleichfalls viele Pflanzen alpiner Her-

kunft beherbergt und dies ist um so mehr anzunehmen, als ja durch die Schmelzwasser der Gletscher viele Pflanzensamen angeschwemmt worden sein müssen, die in den Felsspalten keimten und dem Berggelände der Wachau stellenweise ein alpines Gepräge gegeben haben mögen. Daß in diesen Felsen ebenso wie auf der anschließenden Steppe das Edelweiß zahlreich geblüht haben muß, ist nach der oben geschilderten Herkunft dieser sibirischen Steppenkomposite als sehr wahrscheinlich anzunehmen. Vielleicht waren auch die Felsen der Wachau im Frühjahre mit den roten Blüten der Alpenrosen geschmückt, die, in einer warmen Zwischeneiszeit von den Südalpen her in die Nordalpen zurückgewandert, durch das kalte Klima aus ihnen wieder vertrieben worden sind.

Das Donautal bezeichnet aber gleichzeitig einen Weg, auf dem die von Osten her einwandernden Tiere und Pflanzen nach Westen vordringen konnten. Die pontische Flora ist auf diesem Wege stromaufwärts bis Linz vorgedrungen, hat durch das Thayatal und das Marchtal ihren Weg genommen und die Ostabhänge der böhmischen Masse erobert. In der Gegend von Krems werden wir schon in der Würmeiszeit unter den Elementen der Flora das östliche in überwiegender Mehrzahl anzunehmen haben; daneben werden sich verschiedene alpine Elemente und vielleicht auch noch einige versprengte meridionale befunden haben. Ob der in Krems heute noch häufige Skorpion (Euscorpius carpathicus) ein Relikt aus der Tertiärzeit ist oder einen meridionalen Einwanderer aus einer warmen Interglazialzeit vorstellt, ist schwer zu entscheiden.

Daß in der Gegend von Krems Nadelwald, wenn auch wahrscheinlich in verkrüppelten Exemplaren, vorhanden war, geht aus den verkohlten Holzresten (Tanne? Föhre?) in den Feuerstätten der Aurignacienjäger hervor.

Wir haben nunmehr die wichtigsten Tatsachen kennen gelernt, die uns in den Stand setzen, ein Lebensbild aus der Zeit der Anwesenheit des Jägervolkes an der Station des Hundssteiges bei Krems zu entwerfen.

Ein kurzes Gestöber hat über die Steppe eine dünne Schicht Schnee gebreitet; aber an einzelnen Stellen hat die Sonne den Schnee geschmolzen und den braunen Steppenboden bloßgelegt. Da und dort leuchten bereits die hellfarbigen Blüten der ersten Frühlingspflanzen aus frischem Grün hervor; in der Nähe der nasseren Stellen suchen einzelne Schneehühner nach Nahrung. Ihre Balzzeit ist vorüber und die Hennen haben bereits begonnen, unter dem Schutze des dürftigen Buschwerks ihre Gelege einzurichten. —

Ein großer Raubvogel kreist über der Steppe; rasch stößt er jetzt nieder. Ein Rotziesel, das sich unvorsichtiger Weise zu weit von seiner Röhre entfernt hat, ist seine Beute geworden. —

Von den weißen Hängen, die die Steppe begrenzen, hebt sich scharf ein Rudel großer, dunkelbrauner Gestalten ab, deren Umrisse erkennen lassen, daß es plumpe und schwerfällige Tiere sind. Es ist ein Rudel Mammute, die auf den schneefreien Stellen äsen. Ihre Silhouetten schieben sich langsam über die Steppe vorwärts. —

Von der anderen Seite naht ein gewaltiges Tier. In langen, rotbraunen Zotten hängt der Pelz herab, in den der Wind hineinbläst. Es ist eine stattliche Nashornkuh; vor ihr schreitet das Kalb, das den Winter dank des im vorigen Sommer angemästeten Fetthöckers gut überdauert hat. Der Fetthöcker der Mutter ist niedrig geworden, ebenso wie bei den Mammuten, die den Winter über nur wenig Nahrung gefunden haben. —

In der Ferne entsteht Bewegung in der Steppe. Ein starkes Rudel kleiner Wildpferde jagt von einer Anhöhe herunter; der Leithengst hat einen Feind gewittert. Nun verhofft er; aber die Gefahr ist noch nicht vorüber. Das Rudel setzt sich wieder in Bewegung und ist bald aus dem Gesichtskreise verschwunden. —

Nach einiger Zeit wird auf dem Kamm der Anhöhe, von der die Wildpferde flüchteten, ein kleiner dunkler Fleck sichtbar, der sich langsam nähert. Tief über die in den Steppenboden eingedrückte Fährte gebückt, folgt ein Mensch dem Pferderudel. Seine einzige Stoßwaffe ist ein Speer mit Steinspitze von roher Arbeit, die er aus einem im Schotter der gegenüberliegenden Seite des Kremstales gefundenen Feuersteingerölle zurechtgeschlagen hat; als Fernwaffe dient ihm Bogen und Pfeil, letzterer mit feiner Steinspitze. Er hat noch nicht gelernt, aus dem harten und splitterigen Material die lorbeerblattförmigen Speerspitzen mit scharfen, gleichmäßigen Schneiden herauszuarbeiten, wie sein vorgeschrittenerer Nachfolger, der Jäger der Solutréenzeit (Fig. 63). —

Am Lagerplatze des Jägervolkes, der am Abhange der Steppe gegen das Donautal zu liegt, herrscht lebhafte Tätigkeit. Bei der Ankunft der Horde auf ihrem Jagdzuge in die Wachau ist den kundigen Fährtenlesern der breite, tief ausgetretene Wechsel nicht entgangen, der von der Steppe herab über die Felsen in das Kremstal hinabführt. Groß und klein ist mit der Fertigstellung der Fallgruben beschäftigt; einige sind bereits fertiggestellt und mit dürrem Gezweige und Steppenstroh überdeckt. Bald ist alles bereit, und das Jägervolk verläßt, sich nach Südwesten wendend, den Platz, um in weitem Bogen das Wild auf der Steppe zu umschlagen und einzukreisen. —

Einige Stunden später ist der weite Kreis geschlossen und die Treibjagd beginnt. Die Treiber drängen von Westen her, gegen den Wind, das flüchtende Wild den Abhängen des Kremstales zu. In hohen Fluchten eilen die zahlreichen Rudel dem Tale entgegen; viele brechen durch die Kette nach Westen aus. Aber die Mammute, ihrem gewohnten Wechsel folgend, nehmen die Richtung gegen die Fallgruben vor dem Einstieg in das Kremstal. Eines nach dem anderen stürzt in die Fallen. Die nachdrängenden Jäger haben harte Mühe, die schweren Tiere zu erlegen; die Speere sind zu schwach, um durch das dicke Fell zu dringen; nur durch lang-

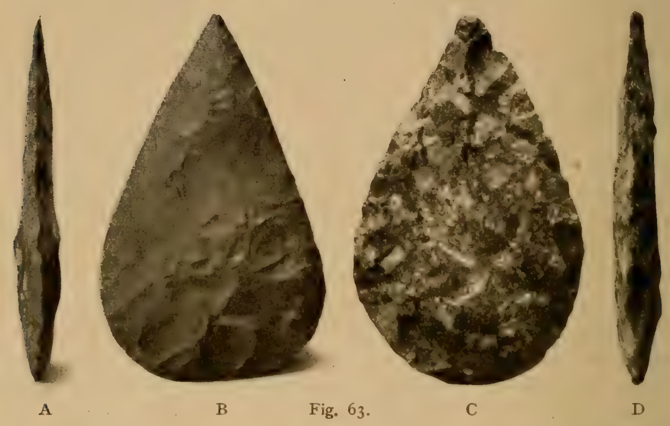


Fig. 63.

A, B: „Lorbeerblattspitze" aus Jaspis, Solutréen, Miskolcz in Ungarn, gefunden 1906. (Nach O. HERMAN.) C, D: „Lorbeerblattspitze" aus Chalcedon, von gleicher Technik, aus einer Schichte oberhalb der Ostwand des Steinbruches von Bruderndorf bei Stockerau in Niederösterreich, der erste typische Solutréenfund in Österreich. (Original im Paläobiologischen Lehrapparate der Wiener Universität.) Beide Objekte in natürlicher Größe. C, D Originalphotographien.

andauerndes Steinigen und durch Feuerbrände können die Kolosse erlegt werden. Sie geben Nahrung für viele Wochen. —

Der Geruch frischen Fleisches lockt in der Nacht zahlreiche Raubtiere heran. Wölfe und Füchse, vor allem die zudringlichen Polarfüchse, durchstreifen die Steppe nach Beute und umkreisen das Lager; zu wiederholten Malen wird das dumpfe Brüllen des größten Raubtieres der Steppe, des Löwen, laut. Ihm vermag sich der Jäger auf freier Wildbahn nicht entgegenzustellen; aber auch der Löwe kann, wenn auch nicht durch Treibjagd, so doch durch ein angeködertes Wild in der Fallgrube gefangen werden. — Daß dies den Jägern gelungen ist, beweisen die Löwenknochen in der Brandschichte des Lösses am Hundssteige. —

Der Aufenthalt des Jägervolkes hat an der Station von Krems schwerlich lange gedauert. Der Mensch dieser Zeit führte ein Wanderleben; war einige Zeit lang durch wiederholte Treibjagden das Wild vergrämt, so mußten andere Jagdgründe gesucht werden. So hat denn wohl auch das Jägervolk, das bei Krems die Mammute, Rentiere und Wildpferde eine Zeitlang mit Erfolg gejagt hatte, die Gegend bald wieder verlassen. Daß in späterer Zeit einige Jäger zurückgekehrt sind, beweist eine zweite, höher im Löß ge-



Fig. 64. Aus einem Mammutzahne geschnitztes „Idol“, eine männliche Figur darstellend, aus dem Löß von Brünn. Solutréenzeit. In der natürlichen Größe. (Nach A. Rzehak, 1910.)

legene Kulturschichte mit den Resten eines Brandplatzes an derselben Stelle, wo sich der Hauptlagerplatz beim ersten Besuche des Jägervolkes befand, dessen Feuerstellen eine Fläche von fast 100 m Länge und 50 m Breite einnahmen und beweisen, daß es sich um eine starke Jägerhorde handelte. —

Der Mammutjäger von Krems hat uns zwar in verschiedenen Resten der von ihm gejagten Tiere, in seinen Werkzeugen und Waffen, in Resten seines Schmuckes, in Rötelstückchen und in der Asche seiner Feuerstellen unzweifelhafte Spuren seiner Anwesenheit

hinterlassen, aber leider sind bis jetzt noch keine Knochenreste dieses Jägervolkes gefunden worden. Vielleicht hat er einer Rasse angehört, die der sogenannten „Brünner Rasse“ nicht zu ferne stand. Von dieser kennen wir nicht nur verschiedene Schmuckstücke, wie tertiäre Dentalien, die wohl als Halsschmuck gedient haben, und flache, am Rande verzierte, linsenförmige Steine, deren Bedeutung unklar ist, sondern wir haben im Löß von Brünn auch ein sehr merkwürdiges Schnitzwerk aus Elfenbein gefunden, das eine männliche Figur, freilich in sehr roher Arbeit, darstellt (Fig. 64). Das Alter dieser Funde ist jünger als jenes der Station am Hundssteige bei Krems und fällt bereits in die Solutréenzeit, aus der wir, gleichfalls aus dem Löß Mährens, eine das Mammut darstellende Elfenbeinschnitzerei kennen gelernt haben (Fig. 14). Aber wir kennen auch von diesem Menschen, der in der Solutréenzeit Mährens lebte, einen Schädelrest (Fig. 65 A), der sich sehr wesentlich von dem Typus des viel älteren „Neandertaler Menschen“, des Archanthropus primigenius, unterscheidet (Fig. 65 B). So bleibt die Frage nach den verwandtschaftlichen Beziehungen des Menschen der „Brünner Rasse“, ebenso wie die nach der anthropologischen Stellung des „Jägers von Krems“, von dem wir einstweilen keine Schädelreste kennen, in tiefes Dunkel gehüllt und es muß die Entscheidung

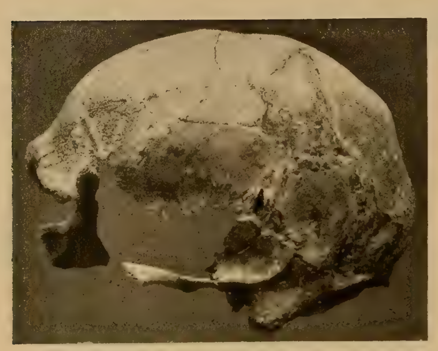




Fig. 65 A. Schädel eines Mannes der „Brünner Rasse“, gefunden bei Brünn in Mähren, 1891. Der Schädel lag in einer tiefen Lößschichte, zusammen mit Resten vom Mammut, Riesenhirsch, Rentier und von anderen plistozänen Säugetieren. Alter wahrscheinlich Solutréen. 1/3 der natürlichen Größe. (Nach A. Makowsky.)

über dieses wichtige Problem der Menschheitsgeschichte weiteren Funden und Forschungen vorbehalten bleiben.



Fig. 65 B. Schädel des „Neandertalmenschen" (Archanthropus primigenius) aus dem Plistozän der Grotte von La Chapelle-aux-Saints (Dep. Corrèze in Frankreich). (Nach M. BOULE.)

Literaturnachweise.

(1) J. STROBL und H. OBERMAIER, Die Aurignacienstation von Krems (N.-Ö.) — Aus „Die prähistorische Fundstätte am Hundssteig in Krems", Jahrbuch f. Altertumskunde, herausgeg. v. d. k. k. Zentralkommission für Kunst- und historische Denkmale, Bd. III, Wien 1909, p. 129.

(2) O. VON TROLL, Ibidem, Teil IV, Die als Schmuck verwendeten Gastropoden, p. 146.

(3) W. SOERGEL, Das Aussterben diluvialer Säugetiere und die Jagdmethoden des diluvialen Menschen. — (Festschrift zur XLIII. allg. Vers. d. Deutsch. Anthrop. Ges. in Weimar, 1912. — 2. Heft, Jena 1912, bei G. Fischer.)

(4) O. ABEL, Exkursion nach Krems an der Donau am 15. Juni 1911. — [Verh. k. k. Zool. Bot. Ges. Wien, Bd. LXII, 1912, p. (55).]

(5) W. O. DIETRICH, Elephas primigenius Fraasi, eine schwäbische Mammutrasse. — (Jahreshefte d. Vereins f. vaterländ. Naturkunde in Württemberg, Bd. LXII, 1912, p. 42.)

(6) G. STEFANESCU, Dinotherium gigantissimum. — (Anŭarŭlŭ Mŭseŭlŭi de Geologia și de Paleontologia, Anŭlŭ 1894, Bucuresci, 1895, p. 127. — Ebenda, Anŭlŭ 1896, Bucaresci, 1899, p. 111. — Ebenda, Vol. IV, Bucarești 1910, p. 7 und 73.)

(7) H. F. OSBORN, Men of the Old Stone Age, their Environment, Life, and Art. — Hitchcock Lectures of the University of California. — (Charles Scribners Sons, 1915.) — Hier ist die wichtigste Literatur über diese Fragen angegeben.

(8) K. Maška, H. Obermaier et H. Breuil, La Statuette de Mammouth de Předmost. — (L'Anthropologie, T. XXIII, Paris, 1912, p. 273—285.

(9) O. Abel, Neue Rekonstruktion des Mammut nach den Zeichnungen des Eiszeitmenschen. — Vers. am 19. Februar 1913 der Zool. Bot. Ges. Wien. — [Verhandl. Zool. Bot. Ges., 1914, p. (21)].

(10) H. Breuil, L'Age des Cavernes et Roches ornées de France et d'Espagne. — (Revue Archéologique, T. XIX, Paris, 1912, p. 193.)

(11) O. Antonius, Diskussion zum Vortrage von O. Abel (vgl. Zitat 9).

(12) O. Abel, Die Rekonstruktion von Mastodon angustidens. — [Naturwiss. Wochenschrift, N. F. Bd. XVIII (d. G. R. Bd. XXXIV), 20. April 1919, Nr. 16, p. 217.]

(13) J. F. Brandt, Über das Haarkleid des ausgestorbenen nordischen (büschelhaarigen) Nashorns (Rhinoceros tichorhinus). — (Mélanges biologiques, Bull. Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg, T. VII, 1869.)

Derselbe, Einige Worte über die Haardecke des Mammuth. (Ebenda, T. VII, 1870.)

(14) F. Leydig, Über die äußeren Bedeckungen der Säugetiere. — (Archiv für Anatomie u. Physiologie, 1859.)

(15) K. Moebius, Die Behaarung des Mammuths und der lebenden Elefanten vergleichend untersucht. — (Sitzungsber. d. Kgl. Akad. d. Wiss. Berlin, 1892.)

(16) E. Pfizenmayer, Beitrag zur Morphologie von Elephas primigenius Blum. und Erklärung meines Rekonstruktionsversuches. — (Verh. d. Mineral. Ges. St. Petersburg, Bd. XLIII, 1906.)

(17) W. Salensky, Osteologie und Odontographie des Mammuts usw. (in russischer Sprache). — St. Petersburg, 1903.)

Derselbe: Über die Hauptresultate der Erforschung des im Jahre 1901 am Ufer der Beresofka entdeckten männlichen Mammutkadavers. — (C. R. Séances VI. Congr. Internat. Zool. Berne, 1904, p. 67.)

Derselbe, Mikroskopische Untersuchung einiger Organe des an der Beresowka gefundenen Mammuts (in russischer Sprache). — St. Petersburg, 1909.

(18) E. L. Niezabitowski, Die Überreste des in Starunia in einer Erdwachsgrube mit Haut und Weichteilen gefundenen Rhinoceros antiquitatis Blum. (tichorhinus Fisch.). — (Bull. Acad. Sci. de Cracovie, Sér. B: Sci. Nat., Avr. 1911, p. 240.)

O. Abel, Über eine im Erdwachs von Starunia in Galizien gefundene Nashornleiche. — [Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, Bd. LXII, 1912, p. (79).]

H. Hoyer, Die Untersuchungsergebnisse am Kopfe des in Starunia in Galizien ausgegrabenen Kadavers von Rhinoceros antiquitatis Blum. — (Zeitschr. f. Morphologie u. Anthropologie, Bd. XIX, Heft 2, Stuttgart 1915, p. 419.)

(19) W. Soergel, Elephas trogontherii Pohl. und Elephas antiquus Falc., ihre Stammesgeschichte und ihre Bedeutung für die Gliederung des deutschen Diluviums. — (Palaeontographica, Bd. LX, 1912, p. 1.)

(20) G. Steinmann, Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. — (Leipzig, bei W. Engelmann, 1908.)

(21) O. Antonius, Die Rassengliederung der quartären Wildpferde Europas. — [Verh. k. k. Zool. Bot. Ges. Wien, Bd. LXII, Wien 1912, p. (64).]

(22) O. Antonius, Was ist der Tarpan? — (Naturwissenschaftl. Wochenschrift, Bd. XI, 18. August 1912, p. 513.)

Derselbe, Untersuchungen über den phylogenetischen Zusammenhang zwischen Hipparion und Equus. — (Zeitschrift f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. XX, Heft 4, Berlin, 1919, p. 277.)

Derselbe, Die Abstammung des Hauspferdes und des Hausesels. — (Die Naturwissenschaften, VI. Jahrgang, 11. Jan. 1918, p. 13.)

(23) O. ANTONIUS, Equus Abeli etc. — (Beiträge zur Paläont. u. Geol. Öst.-Ung. u. d. Orients, Bd. XXVI, Wien 1913.)

(24) W. VON REICHENAU, Beiträge zur näheren Kenntnis fossiler Pferde aus deutschem Pleistozän usw. — (Abhandl. Großh. Hess. Geol. Landesanstalt zu Darmstadt, Bd. VII, Heft 1, Darmstadt, 1915.)

(25) M. HILZHEIMER, Wie hat der Ur ausgesehen? — (Jahrbuch f. wissensch. u. prakt. Tierzucht, V. Jahrgang, 1910.)

Derselbe, Das Grabdenkmal des Königs Sáhu-Re, Bd. II: Die Wandbilder. — Ausgrabungen d. Deutschen Orient-Gesellschaft in Abusir 1902—1908. — (26. Wiss. Veröffentlichung d. Deutsch. Orient-Ges., Leipzig, 1913, p. 175.)

Derselbe, Der Ur in Ägypten. — (Festschrift für Eduard Hahn, Verlag Strecker u. Schröder, Stuttgart, 1917, p. 9.)

Derselbe, Neubearbeitung der Paarhufer in Brehms Tierleben, 4. Aufl., Bd. XIII, 1916, p. 340.

(26) O. ANTONIUS, Die Abstammung der Hausrinder. — (Die Naturwissenschaften, VII. Jahrgang, Heft 43, 24. Oktober 1919, p. 783.)

(27) M. HILZHEIMER, Dritter Beitrag zur Kenntnis der Bisonten. — (Archiv für Naturgeschichte, 84. Jahrgang, 1918, Abt. A, Heft 6, Februar 1920, p. 41. — Literaturverzeichnis, p. 82!)

Der eiszeitliche Bison, für den der Name Bison priscus Boj. aufrechtzuhalten ist, obwohl er aus Prioritätsgründen anders zu benennen wäre (diese Umbenennung würde jedoch, wie HILZHEIMER richtig bemerkt, nur zu unrettbarer Verwirrung und zahllosen Verwechslungen Anlaß geben), ist durch den Besitz von langen, geraden Hörnern gekennzeichnet, die an der Spitze nicht nach aufwärts gekrümmt sind (l. c., pag. 58), während bei dem rezenten Bison bonasus, L., die Schädelzapfen stark nach aufwärts gekrümmt und kürzer sind als bei Bison priscus Boj. (l. c., p. 72ff.)

(28) Die meisten eiszeitlichen, mitteleuropäischen Hirschgeweihe, die als „Cervus canadensis" bestimmt worden sind, liegen wahrscheinlich noch innerhalb der Variationsbreite des eiszeitlichen Edelhirsches. Vgl. darüber besonders W. O. DIETRICH, Neue fossile Cervidenreste aus Schwaben. — (Jahreshefte d. Ver. f. vaterl. Naturkunde in Württemberg, 66. Jahrg, Stuttgart, 1910, p. 334.) Die aus der Lindenthaler Hyänenhöhle angegebenen Reste von Cervus canadensis gehören dem Riesenhirsche an (W. SOERGEL, Zitat 3, p. 39).

(29) K. HESCHELER, Der Riesenhirsch. — (Neujahrsblatt der Naturforsch. Ges. in Zürich, 1909, 111. Stück.)

F. DREVERMANN, Riesenhirsch und Höhlenbär. — (Ber. d. Senckenberg. Naturf. Ges. Frankfurt a. M., 1910, p. 7.)

(30) M. SCHLOSSER, Die Bären- oder Tischoferhöhle im Kaisertal bei Kufstein. — (Abh. d. Kgl. Bayr. Akad. d. Wiss., II. Kl., Bd. XXIV, II. Abt., München 1909.)

(31) R. KOWARZIK, Der Moschusochs im Diluvium Europas und Asiens. — (Denkschriften der math. nat. Kl. d. k. Akad. d. Wiss., Bd. LXXXVII, Wien, 1912, p. 505.)

(32) A. NEHRING, Fossilreste kleiner Säugetiere aus dem Diluvium von Nußdorf bei Wien. — (Jahrbuch d. k. k. Geol. Reichsanstalt, Wien, Bd. XXIX, 1879, p. 475.)

(33) TH. KORMOS, Die südrussische Bisamspitzmaus (Desmana moschata Pall.) im Pleistozän Ungarns. — (Barlangkutatás, Bd. II, Heft 4, Budapest 1914, p. 206.)

(34) Der Höhlenlöwe ist in Rußland bisher an folgenden Stellen gefunden worden: bei Odessa; bei Saviskoje bei Grossulowo, Distrikt Tiraspol, Gouv. Kherson; in einer Höhle bei Oitzow, Gouv. Kielce; in Kiew; am Ufer der Iss, einem Seitenflusse der Tura im Gouv. Perm, Ural; am Ufer der Sissimka, Gouv. Perm, Ural; an der Mündung des Kamaflusses, bei Mansurowo, Distr. Laichew, Gouv. Kazan;

bei Sarepta an der Wolga, Gouv. Saratow. — A. RIABININ, Les Lions fossiles de la chaîne de l'Oural et de la région du Volga. — (Mémoires Comité Géol., N. S., Livr. 168, Petrograd 1919, p. 24.)

(35) Durch Herrn Kollegen A. RZEHAK in Brünn erhielt ich ein Stück Löß (von Brünn, Mähren), das eine dichtgedrängte Menge kleiner, zerbrochener Nagetierknochen und Nagerzähne (Arvicola sp.) und Vogelknochen zeigt. Die scharfe Abgrenzung dieses Knochenhäufchens sowie die länglichovale Form scheint dafür zu sprechen, daß hier das Gewölle einer eiszeitlichen Eule vorliegt.

(36) R. v. WETTSTEIN, Die Geschichte unserer Alpenflora. (Vorträge d. Vereins zur Verbreitung naturwiss. Kenntnisse in Wien, XXXVI. Jahrg., Heft 5, 1896.) Ein sehr umfangreiches Literaturverzeichnis ist zu finden bei: M. C. JEROSCH, Geschichte und Herkunft der schweizerischen Alpenflora. — Leipzig, 1903.

(37) F. VIERHAPPER, Exkursion in die Ostalpen. (Pflanzengeographische Übersicht. — (Führer zu den wiss. Exkursionen des II. internationalen bot. Kongresses, Wien 1905, p. 99.)

(38) A. KERNER V. MARILAUN, Studien über die Flora der Diluvialzeit in den östlichen Alpen. — (Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Klasse, Bd. XCVII, Abt. I, 1888.)

(39) F. VIERHAPPER, Conioselinum tataricum, neu für die Flora der Alpen. — (Öst. bot. Zeitschrift 1911, p. 1.)

(40) R. v. WETTSTEIN, Rhododendron ponticum L. fossil in den Nordalpen. — (Sitzungsbericht k. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-Nat. Klasse, Abt. I, 1888, p. 38.)

Die Literatur über die Höttinger Breccie ist nachgewiesen bei:

A. PENCK, Die Höttinger Breccie und die Inntalterrasse nördlich Innsbruck. — (Abhandl. Preuß. Akad. d. Wiss. Berlin, Phys.-Math. Kl., 1920, Nr. 2, Berlin 1921.)

II. In der Buschsteppe von Pikermi in Attika zur unteren Pliozänzeit.

Tiefeingerissene Schluchten durchziehen das Südgehänge des Pentelikongebirges in Attika. Die steilen, mit Strandföhren und den Büschen der Phryganaheide bewachsenen Lehnen senken sich zu den in der heißen Jahreszeit nur spärlich sickernden Wasserläufen hinab, an deren Ufern Platanen die Strandföhren begleiten und der rotblühende, von ferne an ein Alpenrosengesträuch erinnernde Oleander das Hauptelement der feuchteren Stellen der dichten Macchiengebüsche im Unterholz des Bergwaldes bildet. Von allen Seiten ziehen steilwandige Schluchten herab, die sich in der Gegend von Nikolaos zu der tiefen Schlucht vereinigen, die



Fig. 66. Die von dichter Macchie bewachsene Schlucht des Megalorhevmabaches, in deren Sohle die Aufschlüsse der fossilführenden unterpliozänen Tone liegen, die unter dem Namen der „Pikermitone" bekannt sind. Im Hintergrund die Farm Pikermi. (Nach einem Autochrom von F. HAFFERL, 1912.)

der Megalorhevma durchfließt. Der Bach läuft, fast genau nach Süden gerichtet, vom Pentelikon gegen Draphi herab, wendet sich



Fig. 67. Alte Ölbäume in der Nähe der Farm Pikermi. (Photographie von F. HAFFERL.)

dann in der Richtung gegen Pikermi (Fig. 66) nach Südosten und fließt, noch weiter in östliche Richtung abbiegend, am Berge Etos



Fig. 68. Bewässerungszisterne oberhalb der Farm Pikermi in Attika. (Nach einem Autochrom von F. HAFFERL, 1912.)

(196,9 m) vorüber dem Meere zu, das er in der Bucht von Raphina erreicht. Vom Meierhofe Pikermi angefangen zieht sich der Strandföhrenwald ganz in das Bachbett und dessen Hänge zurück, während die höherliegende Heidelandschaft künstliche Pflanzungen von uralten Ölbäumen (Fig. 67) und Weingärten trägt, die von einer bei der Farm Pikermi liegenden Zisterne bewässert werden (Fig. 68).



Fig. 69. Schlucht des Megalorhevmabaches bei Pikermi, in unmittelbarer Nähe der Fundstellen der unterpliozänen Säugetierfauna, dicht mit Strandföhren (Pinus halepensis), Oleandern und Platanen bewachsen. (Nach einem Autochrom von F. HAFFERL, 1912.)

Auf der Suche nach Altertümern fand der englische Archäologe GEORGE FINLAY schon im Jahre 1835 in der Schlucht unterhalb der Farm Pikermi (Fig. 69) einige fossile Knochen. In Gesellschaft des Ornithologen LINDERMAYER führte er eine kleine Ausgrabung durch, deren Ausbeute der Sammlung der naturforschenden Gesellschaft in Athen überlassen wurde; JOHANNES ROTH besichtigte diese Funde im Jahre 1837 in Athen. Das allgemeine Interesse für diesen Fundort setzte aber erst ein, als ein

bayrischer Soldat im Jahre 1838 im Bachbette des Megalorhevma Knochen entdeckte, deren Hohlräume mit glänzenden Kalkspatkristallen ausgekleidet waren, die er für Diamanten hielt; er brachte einige dieser Stücke nach München, wo Professor ANDREAS WAGNER zu seinem Erstaunen die Kieferteile eines Affen unter ihnen erkannte, die er 1839 in den Schriften der bayrischen Akademie der Wissenschaften beschrieb. Der Fund eines fossilen Affen erregte zu dieser Zeit deshalb besondere Aufmerksamkeit, weil früher nur vereinzelte und angezweifelte Funde fossiler Affen bekannt waren und hier zum erstenmal der einwandfreie Beweis von dem Vorkommen tertiärer Affen geliefert werden konnte.

Dr. LINDERMAYER setzte in den nächsten Jahren die Ausgrabungen fort und sandte 1848 eine Reihe dieser Funde nach München. Erst 1852 und 1853 begannen jedoch die Grabungen in größerem Ausmaße an dieser zu immer größerer wissenschaftlichen Bedeutung gelangenden Fundstelle. ROTH und WAGNER beschrieben die im Winter 1852—1853 gesammelten Reste im Jahre 1854; im Jahre 1853 grub MITZOPOULOS im Auftrage der griechischen Regierung an der Fundstelle weiter und übergab die Aufsammlungen der Athener Universität, wo sich ein immer mehr anwachsendes Material seit dieser Zeit angehäuft hat, das fast zur Gänze noch der Beschreibung harrt. Die Pariser Akademie entsandte 1855 GAUDRY und LARTET zu Ausgrabungen nach Pikermi, die 1860 fortgesetzt wurden; über die paläontologischen Ergebnisse dieser Grabungen erschien im Jahre 1862 die großangelegte Monographie von A. GAUDRY (1). Dazwischen nahmen auch die kleineren Aufsammlungen ihren Fortgang; 1854 sendet Dr. CHOERETIS Funde nach Paris, die zur Entsendung der französischen Expedition anregten; 1855 und 1856 werden neue Funde an A. WAGNER nach München gesandt und von diesem 1857 bearbeitet; 1860 beschreibt BEYRICH einige Reste von Mesopithecus pentelicus, dem Affen von Pikermi, die nach Berlin geschickt worden waren. Im Jahre 1882 entsendet die Berliner Akademie W. DAMES nach Pikermi, 1885 die Wiener Akademie M. NEUMAYR und L. VON TAUSCH; dann folgt eine Periode kleinerer Aufsammlungen durch Privatsammler, wie durch den PRINZEN VON ORLEANS im Jahre 1888 und durch MICHALET aus Dijon im Jahre 1895.

Auf Kosten der englischen Regierung unternahm A. SMITH-WOODWARD gemeinschaftlich mit TH. SKOUPHOS eine großangelegte Aufsammlung an weiter östlich gelegenen Fundstellen; dann fanden verschiedene kleinere Grabungen (Fig. 70) unter der Leitung von TH. SKOUPHOS statt. Die letzte größere Grabung führte der Verfasser im Jahre 1912 im Auftrage der Kaiserlichen Akademie der Wissen-

schaften in Wien durch; Ingenieur FRANZ HAFFERL leitete den technischen Teil der Ausgrabungsarbeiten, die ein reiches Ergebnis lieferten (Fig. 71).

Man war früher allgemein der Ansicht, daß die „Pikermiformation" über einen großen Teil von Attika verbreitet ist und daß die Hauptmasse der sogenannten „roten Schichten Attikas" dem unteren Pliozän zufällt (2). Diese Ansicht schien dadurch eine gewichtige Stütze zu erhalten, daß über den größten Teil der heutigen Ebenen Attikas und über das Hügelland zwischen dem Pentelikon, dem Hymmettos und dem Ägäischen Meere Gesteine von ausgesprochener Rotfärbung ausgebreitet liegen, die somit äußerlich den Pikermischichten, welche



Fig. 70. Ausgrabung im Bette des Megalorhevmabaches, unter dessen Schottern die roten, unterpliozänen Tone von Pikermi liegen, anläßlich der zweiten Wienei Universitätsreise nach Griechenland, am 19. April 1911. (Photographie von Dr. A. HAFFERL.)

die reiche Fauna von Wirbeltieren einschließen, sehr ähnlich sind. Meine Untersuchungen im Jahre 1912 haben jedoch ergeben (3), daß die Pikermiformation nur eine relativ beschränkte Ausdehnung besitzt und keineswegs den Boden des Geländes zu beiden Seiten des Megalorhevma bedeckt, sondern schon in nächster Nähe der klassischen Fundstelle an den Ufern des Megalorhevmabaches von jüngeren Ablagerungen überdeckt wird.

Die roten Tone von Pikermi, welche die berühmte Fauna bergen, sind nichts anderes wie Wildbachablagerungen, die einen durchaus lokalen Charakter besitzen und sich nur stellenweise in

den alten Talweitungen weiter ausgebreitet haben. Diese Schichten bestehen der Hauptsache nach aus dunkelroten Tonen oder sandigen Mergeln mit vereinzelten Schotterlinsen und kleinkörnigen Konglomeraten, denen mitunter größere Blöcke verschiedener Gesteine eingelagert sind, welche der tertiäre Wildbach von den Höhen des Pentelikon herabgetragen hat, woraus sich die Herkunft der Blöcke reinen pentelischen Marmors an einzelnen Stellen des Pikermitones erklärt. Die Tone und Mergel tragen die rote, für die Terra rossa der Karstländer typische Färbung. Offenbar sind diese Schichten durch Regengüsse von den Abhängen des Pentelikon gegen die



Fig. 71. Schädel von Palaeoryx Pallasi, Sus erymanthius und Gazella brevicornis, aus einem Knochenneste des Pikermitones am 8. Juni 1912 auspräpariert. (Nach einem Autochrom von F. HAFFERL.)

Niederungen Attikas in der unteren Pliozänzeit herabgeschwemmt worden (30).

Diese roten Pikermitone sind unterhalb der Farm Pikermi zu beiden Seiten des Megalorhevmabaches in einer Höhe von einigen Metern aufgeschlossen. Auch im Bachbette selbst treten sie an vielen Stellen in der Nähe der seit 1835 immer wieder in Abbau genommenen Fundstellen zutage; unterhalb dieser Stelle werden sie jedoch von Konglomeraten und Schottern überdeckt und das Gleiche ist auch der Fall, wenn wir diese Schichten flußaufwärts verfolgen, wo sie bald unter diesen Konglomeraten verschwinden.

A. Gaudry und die späteren Beobachter haben ohne Ausnahme angenommen, daß die den Pikermiton überlagernden Schotter einen integrierenden Bestandteil der unterpliozänen Pikermischichten bilden, weil auch in den Tonen selbst da und dort Schotterlinsen von ähnlichem Aussehen, wie es das der Hangendkonglomerate ist, eingelagert sind. Indessen hat die genauere geologische Untersuchung der Lagerungsverhältnisse im Jahre 1912 (3) mit voller Klarheit ergeben, daß zwischen den unterpliozänen Pikermitonen und den zu beiden Seiten des Megalorhevmatales aufgeschlossenen Schottern und Konglomeraten eine deutlich wahrnehmbare Diskordanz besteht; diese Schotter sind also geologisch jünger als die Pikermischichten. Freilich treten auch in diesen Hangendschottern da und dort dünne Schichten von verschwemmter Terra rossa auf, die zum Teil einer Umlagerung des Pikermitones ihre Entstehung verdanken, wie das Vorkommen von Knochentrümmern in diesen Schichten beweist; die Knochen liegen hier zweifellos auf sekundärer Lagerstätte. In diesen Schottern selbst, die den Pikermiton diskordant überlagern, ist flußaufwärts von der klassischen Fundstelle wieder eine Diskordanz sichtbar, so daß wir daraus entnehmen können, daß die Bildung der Hangendschotter über den Pikermischichten zwei verschiedenen geologischen Zeitabschnitten angehört. Die zuhöchst liegenden Schotter bilden den Untergrund der Steppe, die sich zu beiden Seiten des Megalorhevmatales ausdehnt und die von dem Bachlaufe durchschnitten wird.

In der Talsohle selbst treten jedoch noch jüngere Schotterbänke über dem Pikermiton auf, die der jüngsten Schotterbildung in diesem Gebiete entsprechen und erst nach dem Tieferlegen des heutigen Bachbettes über den Pikermiton geschwemmt worden sind. Wir haben also in dem Bereiche der Fundstellen bei Pikermi nicht weniger als drei deutlich altersverschiedene Schotterablagerungen zu unterscheiden, die sämtlich jünger sind als die fossilführenden, unterpliozänen Pikermischichten selbst und nicht mit diesen verwechselt werden dürfen, wie das bisher der Fall gewesen ist. Daß man sich so lange Zeit über diese Lagerungsverhältnisse falsche Vorstellungen gebildet hatte, ist dadurch bedingt, daß die Rotfärbung der Tone und Schotter als ein Zeichen ihres tertiären Alters betrachtet worden war; nun sind jedoch die Verwitterungsschichten der adriatischen Karstländer, die insgesamt als „Terra rossa“ ohne Rücksicht auf ihr geologisches Alter bezeichnet werden, durch ihre Farbe durchaus nicht voneinander zu unterscheiden und es kann daher wohl auch für das Gebiet in Attika, wo rote Tone und Schotter in verschiedenen Lagerungsverhältnissen auftreten, die Farbe der Schichten für ihr geologisches Alter kaum in die Wagschale fallen.

Die Unterlage der Pikermischichten, welche mit einer durchschnittlichen Neigung von 10° nach Osten einfallen und nur ganz untergeordnete Störungen ihrer gleichmäßigen Lagerung aufweisen, die sich den Unebenheiten des Untergrundes anschmiegt, wie die Aufschlüsse in der 1912 eröffneten großen Grube gezeigt haben, wird von stark gestörten miozänen Süßwasserschichten, und zwar von Konglomeraten und Sandsteinen gebildet, die mit einer Neigung von durchschnittlich 45° gegen den Pentelikon, also flußaufwärts und nach Westen einfallen. Sie begrenzen an der heutigen Oberfläche das von quartären Schottern überdeckte Gebiet im Norden, Westen und Süden; im Osten erhebt sich ein kleiner Kalkberg, der Etos, an den sich gleichfalls miozäne Bildungen anlehnen. So erscheint also das Gebiet der knochenführenden Pikermischichten auf ein von miozänen Bildungen eingerahmtes Becken begrenzt, das später von neuerlichen Anschwemmungen des Megalorhevma ausgefüllt wurde, bis sich der Wildbach wieder tiefer in die Schotterlagen und die unter ihnen liegenden Lehmschichten einzusägen begann. Der Megalorhevma scheint im Quartär bedeutende Wassermengen geführt zu haben, ist aber seither wasserarm geworden und nur im Frühjahre wasserreich, was die Grabungen an der Sohle des Baches bedeutend erschwert und bei unserer Expedition im Jahre 1912 nur unter ständiger Anwendung von Pumpen ermöglicht hat.

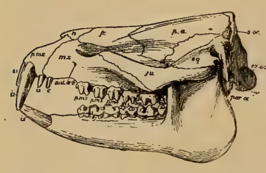


Fig. 72. Rekonstruktion des Schädels von Moeritherium Lyonsi, Andrews, aus dem Obereozän des Fayûm, Ägypten. $^{1}/_{10}$ der natürlichen Größe. (Nach C. W. ANDREWS.)

Wir wollen nunmehr die wichtigsten Elemente der Pikermifauna näher kennen lernen, wobei jedoch die Ergebnisse der neuen Ausgrabungen nur zum Teile berücksichtigt sind, da die Präparation der Funde noch nicht abgeschlossen ist.

Die gewaltigsten Tiere der Pikermifauna waren die Mastodonten. Von diesen großen Rüsseltieren lebten in der unteren Pliozänzeit in Attika drei scharf voneinander verschiedene Arten, Mastodon (Choerolophodon) Pentelici, Mastodon (Bunolophodon) longirostris und Mastodon (Zygolophodon) Borsoni. —

Die Mastodonten, die in ihrem Gesamthabitus am ehesten mit den lebenden Elefanten Ähnlichkeit besitzen, unterscheiden sich von diesen lebenden Vertretern des Proboscidierstammes in einer Reihe wesentlicher Merkmale, die zum Teil als Zeichen einer primitiveren Spezialisation anzusehen sind, zum Teile aber auch durch eine ganz einseitige Spezialisierung erklärt werden müssen. Man hat früher die tertiären Mastodonten schlechtweg als die Ahnen der lebenden

Elefanten und der geologisch jüngeren, erst im oberen Pliozän auftretenden Gattung Elephas angesehen; heute weiß man, daß diese Formen einen ausgestorbenen Seitenzweig des Proboscidierstammes darstellen, der im Tertiär eine weite Verbreitung besessen hat.

Schon bei oberflächlicher Betrachtung des Schädels eines miozänen oder unterpliozänen Mastodon fällt ein sehr wichtiger Unterschied gegenüber dem eines echten Elefanten auf, der im Besitze zweier Stoßzähne im Unterkiefer liegt. Die ältesten bekannten Proboscidier, wozu die bis in die letzte Zeit hinein viel genannte „Ahnenform“ Moeritherium (Fig. 72) aus dem Alttertiär Ägyptens jedoch nicht mehr gerechnet werden darf, haben einen sehr langen Unterkiefer besessen, dessen Vorderende mit zwei Stoßzähnen bewehrt gewesen ist. Wir werden derartige Typen kennen lernen, wenn wir uns der Schilderung der Miozänfauna Österreichs zuwenden werden, als dessen Charaktertier Mastodon (Bunolophodon) angustidens gelten darf, eine Art, die durch einen sehr langen Unterkiefer und wohlausgebildete untere Stoßzähne gekennzeichnet ist; im unteren Pliozän von Pikermi begegnen wir einem Nachkommen von Mastodon angustidens, M. longirostris (Fig. 74), dessen Unterkiefer bereits verkürzt erscheint und dessen untere Stoßzähne die ersten Anzeichen des Reduktionsprozesses aufweisen, der bei dem mittelpliozänen, aus Mastodon longirostris hervorgegangenen Mastodon arvernensis (Fig. 75) noch weiter vorgeschritten ist und bei einer der jüngsten Mastodonarten, dem Mastodon americanus aus der Eiszeit Nordamerikas, zu einer fast vollständigen Reduktion der unteren Stoßzähne in Verbindung mit einer elefantenartigen Verkürzung des Unterkiefers geführt hat (Fig. 75—77).

Erscheint somit die Länge des Unterkiefers und der Besitz unterer Stoßzähne bei den tertiären Mastodonten als ein primitives Merkmal, das eine stammesgeschichtliche Verknüpfung der Elefanten mit den Mastodonten befürworten würde, so treten uns doch in anderen Merkmalen, wie im Bau der Backenzähne der beiden Gruppen, so bedeutende Unterschiede entgegen, daß wir die Vorstellung einer unmittelbaren Verknüpfung der Ahnenreihe: Mastodon angustidens→Mastodon longirostris→Mastodon arvernensis mit den ersten echten Elefanten vollständig aus dem Bereiche der Möglichkeit auszuschalten gezwungen sind. Die durchgreifenden Unterschiede der Molarentypen der beiden Stämme bestehen vor allem darin, daß die Molaren der „Angustidens-Reihe“ durch Ausbildung der von den Vorfahren ererbten und der neu hinzutretenden Höcker der Krone einen Bau erhalten, der an den von Schweinemolaren erinnert, während die mit Mastodon latidens im unteren Pliozän Ostindiens beginnende Entwicklungsreihe der Arten der Gattung Ele-

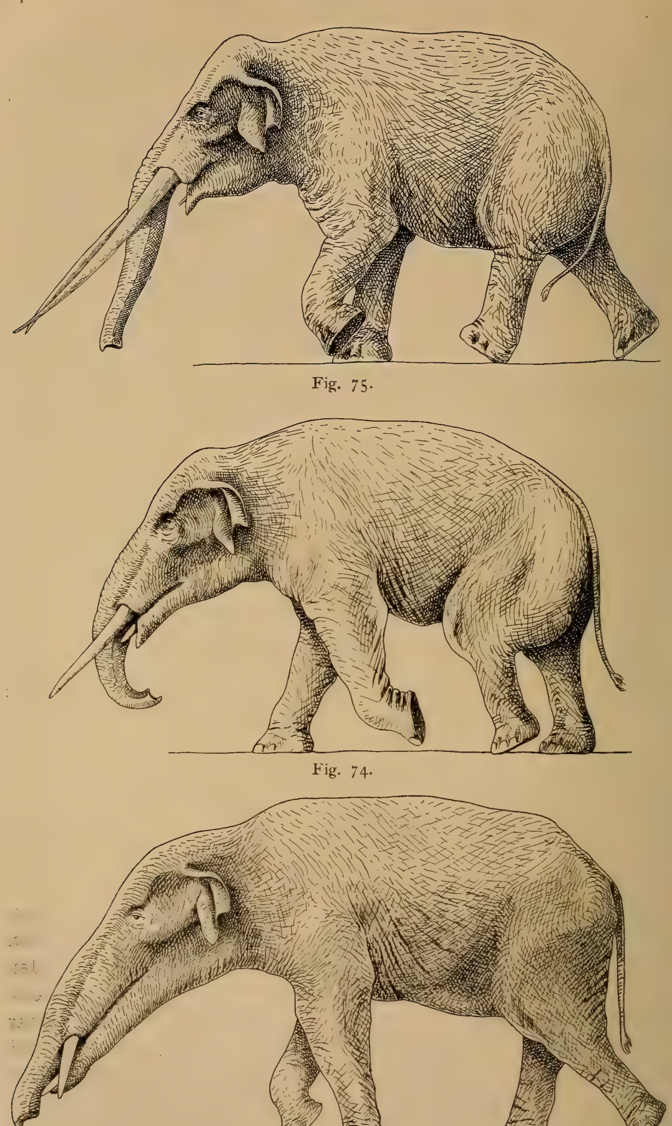


Fig. 75.

Fig. 74.

Fig. 73. (Erklärung der Fig. 73—75 s. S. 85 unten.)



Fig. 76. Unterkiefer von Mastodon americanus, von der Oberseite und von rechts gesehen. Zu beachten ist der starke Reduktionsgrad der Stoßzähne am Vorderende des Unterkiefers. Bei alten Individuen fallen die Stoßzähne aus, aber sie sind auch bei jungen durchaus funktionslos gewesen. — Aus dem Plistozän Nordamerikas, ungefähr $^1/_7$ der natürlichen Größe. (Nach C. W. ANDREWS.)

Fig. 73 bis 75.

Rekonstruktionen der drei in direkter Ahnenreihe verbundenen und durch Übergangsformen miteinander verknüpften Mastodontenarten aus dem Jungtertiär Europas.

Fig. 73. Mastodon (Bunolophodon) angustidens, Cuvier; Mittelmiozän und Obermiozän.

Fig. 74. Mastodon (Bunolophodon) longirostris, Kaup; Unterpliozän.

Fig. 75. Mastodon (Bunolophodon) arvernensis, Croizet et Jobert; Mittelpliozän und unteres Oberpliozän.

Anmerkung: Während das Skelett selbst in Einzelheiten bei diesen drei Arten wenig Unterschiede zeigt, weist der Schädel durch die Reduktion des bei der ältesten Art noch extrem verlängerten Unterkiefers sowie durch die Reduktion der unteren, dagegen durch die Längenzunahme der oberen Stoßzähne sehr bedeutende Verschiedenheiten auf. Die bedeutende Rüssellänge der jüngsten Art, die dem Schädel bereits Elefantentypus verleiht, ist jedoch schon bei der ältesten Art vorhanden und als ein Überrest des angustidens-Stadiums der Entwicklungsreihe anzusehen. Die Gliedmaßenstellung in den drei Rekonstruktionen ist nach Momentbildern eines lebenden indischen Elefanten entworfen. Der Hals ist bei angustidens lang, bei avernensis stark verkürzt. (Originalzeichnungen, 1918.)

phas einen Molarenbau besitzt, der durch die Ausbildung zahlreicher querstehender Joche gekennzeichnet ist, deren Zahl bei den letzten Molaren des Mammuts (Elephas primigenius) bis auf 27 steigt. Die älteste Ahnenform dieser Reihe weist nur 5—6 Querjoche in den letzten Molaren auf und wir sind imstande, das allmähliche Anwachsen der Lamellenzahl bei den Elefanten Schritt für Schritt vom unteren Pliozän an zu verfolgen.

Schon dieser Gegensatz im Baue der Backenzähne beweist uns also, daß die beiden Vertreter der schweinezähnigen Mastodonten, die uns im unteren Pliozän von Pikermi entgegentreten, aus der Ahnenreihe der echten Elefanten vollkommen ausgeschaltet werden müssen.



Fig. 77. Rekonstruiertes Skelett des Mastodon americanus Cuvier, bekannt unter dem Namen „the Warren Mastodon", gefunden 1845 bei Newburgh (New York) und 1852 von Prof. JOHN C. WARREN beschrieben. Plistozän. Im American Museum of Natural History in New York. (Nach W. D. MATTHEW.)

Von den beiden höckerzähnigen Mastodonarten der Pikermifauna ist Mastodon (Choerolophodon) Pentelici zweifellos die merkwürdigere Art. Ihre wichtigsten Kennzeichen bestehen in dem außerordentlich niederen und langgestreckten Schädel (Fig. 78), der in der Höhe seiner Kapsel weit hinter jener der Angehörigen der Mastodon angustidens-Reihe zurückbleibt, in den verhältnismäßig kurzen und nach oben gekrümmten Stoßzähnen des Zwischenkiefers, denen ein Schmelzband fehlt, im vollständigen Fehlen der Prämolaren und endlich in der auffallenden Breite der Stirn und des Rüsselansatzes (Fig. 79), der mit einer sehr breiten und tiefen Nasengrube in Verbindung steht. Der Rüssel muß, wie G. SCHLESINGER nachgewiesen hat, sehr breit, platt und muskulös gewesen

sein und eine von dem des Mastodon angustidens oder Mastodon longirostris wesentlich verschiedene Gestalt besessen haben. Mastodon Pentelici, für den G. SCHLESINGER 1917 eine eigene Untergattung (Choerolophodon) errichtet hat (4), muß jedenfalls einen Anblick geboten haben, der sich wesentlich von dem seines Zeitgenossen Mastodon longirostris unterschied.

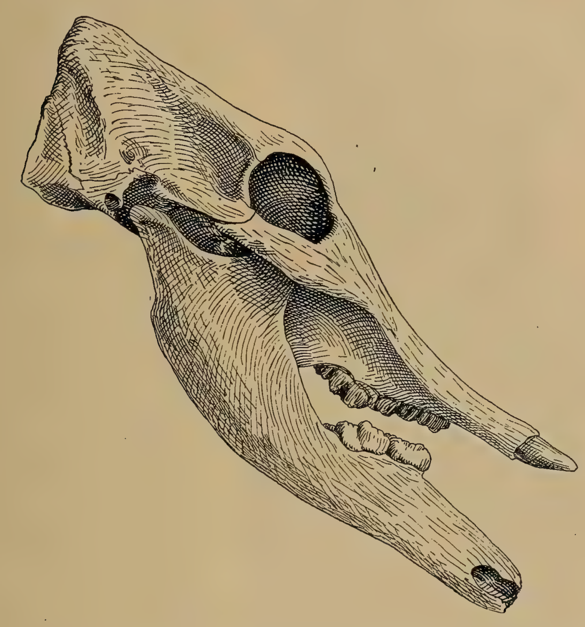


Fig. 78. Seitenansicht des Schädels von Mastodon Pentelici Gaudry et Lartet, aus dem unteren Pliozän von Samos. — Original im naturhistorischen Staatsmuseum in Wien. ca. $^1/_5$ der natürlichen Größe. Schädellänge: 52 cm (junges Tier). (Nach einer Photographie von G. SCHLESINGER.)

Bis jetzt ist Mastodon Pentelici, der zuerst in den roten Tonen von Pikermi aufgefunden und von A. GAUDRY und É. LARTET beschrieben wurde, außerdem aus Samos (Fig. 78—80), Maragha in Persien und aus der Krim bekannt. Alle Fundstellen gehören dem unteren Pliozän an.

Der Ahne von Mastodon Pentelici ist in der ihm sehr nahestehenden Art Mastodon Pandionis aus dem unteren Pliozän der Siwalikberge Ostindiens zu suchen, die sich fast nur durch den Besitz von mindestens einem oberen Prämolaren von Mastodon Pen-

telici unterschied und daher als die primitivere Form angesehen werden muß. Von Ostindien aus hat sich dann der Nachkomme, Mastodon Pentelici, über Persien nach Südosteuropa und bis nach Südrußland verbreitet, ohne aber weiter vorzudringen; er ist ohne Nachkommen noch im unteren Pliozän erloschen. Eine Änderung des Klimas durch zunehmende Trockenheit mußte die Lebensmöglichkeiten dieses Tieres, das scheinbar ein Sumpfbewohner gewesen ist, bedeutend einengen, während der mehr an ein Buschsteppenleben angepaßte Mastodon longirostris sich zu Mastodon arvernensis weiterentwickelte und erst in der mittleren Pliozänzeit in Europa erlosch.



Fig. 79. Oberansicht des Schädels von Mastodon Pentelici Gaudr. et Lart., aus dem unteren Pliozän von Samos. Original im naturhistorischen Staatsmuseum in Wien. Schädellänge 75,4 cm (junges Tier). (Nach einer Photographie von G. SCHLESINGER).

Mastodon longirostris war in der unteren Pliozänzeit viel weiter verbreitet als Mastodon Pentelici. Er ist aus Persien (Maragha), Griechenland (Pikermi), Ungarn, Österreich, Deutschland und Frankreich nachgewiesen.

Von Mastodon Pentelici unterscheidet sich diese zweite in Pikermi auftretende Art vor allem durch den bedeutend höheren Schädel, die nicht nach oben, sondern meist lyraförmig nach innen gekrümmten oberen Stoßzähne, die nur bei den zu Mastodon arvernensis überleitenden Formen eine Aufwärtsbiegung besessen zu haben scheinen, sowie durch den Besitz eines Schmelzbandes auf der konkaven Seite

dieser Zähne. Der Unterkiefer war viel kürzer als bei Mastodon Pentelici, der Rüssel schmäler und von runderem Querschnitt. Die Merkmale des Mahlgebisses kommen naturgemäß im allgemeinen Habitus des Tieres nicht zur Geltung. Die Körpergröße scheint bei Mastodon longirostris bedeutend größer als bei Mastodon Pentelici gewesen zu sein.

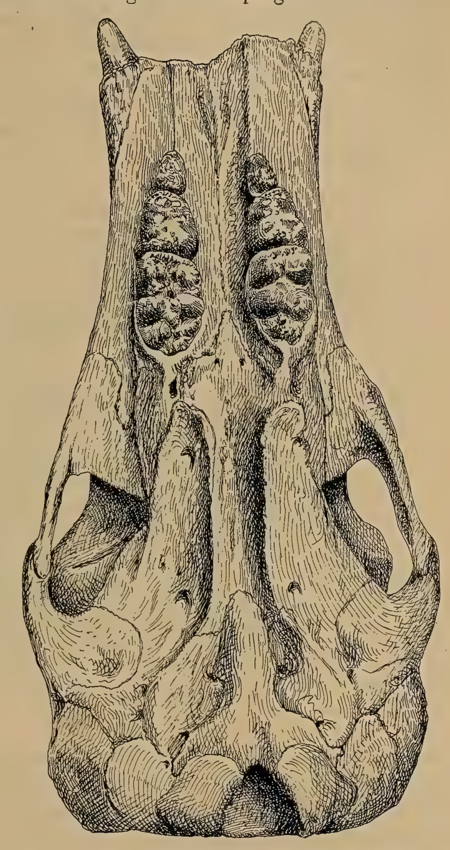


Fig. 80. Unteransicht des Schädels von Mastodon Pentelici Gaudr. et Lart., aus dem unteren Pliozän von Samos. Schädellänge 52 cm. (Junges Tier.) — Derselbe Schädel wie in Fig. 78. (Nach einer Photographie von G. Schlesinger).

Die dritte Mastodonart der Schichten von Pikermi gehört einer von den Choerolophodonten und Bunolophodonten verschiedenen Stammeslinie an, die unter dem Namen Zygolophodon unterschieden wird. Schon im Miozän tritt eine in Europa weit verbreitete, aber nicht sehr häufige Art, Mastodon tapiroides, auf, in der wir den Ahnen der Pikermiart (Zygolophodon Borsoni) zu erblicken haben. Stellenweise sind Übergangsformen zwischen diesen beiden Arten aufgefunden worden.

Der Kronenbau der Backenzähne gibt ein von den „schweinezähnigen“ Mastodontenzähnen sehr verschiedenes Bild (Fig. 81).

Während die Molaren bei den Angehörigen der Untergattung Choerolophodon durch die Ausfüllung der Täler zwischen den großen Höckern mittels sogenannter „Sperrhöcker“ mehr und mehr den Charakter der für Schweine bezeichnenden Molaren erhalten, treten in den

Tälern zwischen den Haupthöckern bei der Gruppe der Zygolophodonten nicht nur kleine Sperrhöcker auf, sondern die Höcker formen sich zu querstehenden Jochen um, so daß die Kronenfläche der Backenzähne ein ähnliches Aussehen wie bei den Tapiren erhält. Wir können also der bunodonten oder „suiden" Gruppe der Mastodonten die Abteilung der lophodonten oder „tapiroiden" Formen gegenüberstellen (5).

Die Ursache der so verschiedenen Differenzierung der Molarenkronen liegt in der verschiedenen Nahrungsweise. Bei den Mastodonten mit suidem Molarentypus fand die Zerkleinerung der Pflanzen-

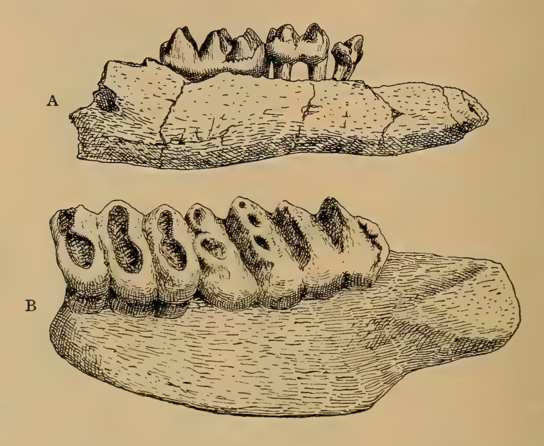


Fig. 81. A Übergangsform von Mastodon tapiroides Cuv. zu Mastodon Borsoni Hays, aus dem Unterpliozän von Pikermi in Attika, stark verkleinert. (Nach A. GAUDRY). B Unterkieferfragment mit zwei Molaren von Mastodon Borsoni Hays, aus dem Mittelpliozän (levantinische Stufe) von Usztató im Komitat Szilágy, Ungarn (bei Tasnád). (Nach TH. KORMOS).

nahrung hauptsächlich durch eine mahlende Bewegung der Kiefer statt, während die Mastodonten mit tapiroidem Molarentypus die weiche Pflanzennahrung ähnlich wie die lebenden Tapire zerquetscht zu haben scheinen (4).

Mit dieser verschiedenen Funktion der Zähne steht auch die verschiedene Ausbildung der Unterkiefermuskulatur im Zusammenhang, worauf G. SCHLESINGER vor kurzem hingewiesen hat. Bei Mastodon longirostris und den übrigen suiden Mastodonten ist die Temporalgrube anders als bei den tapiroiden gestaltet; bei dem am höchsten spezialisierten Endglied der tapiroiden Reihe, Mastodon americanus, ist die Grube, in welcher der Musculus temporalis entspringt, sehr weit und groß, während Ansatzstellen für den Musculus

masseter fast gänzlich fehlen. Da der M. temporalis das Heben und Senken des Unterkiefers bewerkstelligt, der M. masseter dagegen die mahlende Bewegung des Unterkiefers ermöglicht, so sehen wir in diesem Verhalten eine Bestätigung der aus der Molarenform gezogenen Schlußfolgerungen über die Nahrungsweise der Zygolophodonten und der Bunolophodonten.

Die vierte Proboscidierart der Pikermifauna war Dinotherium giganteum, das die Mastodonten derselben Fauna bedeutend an Größe übertraf und zweifellos das mächtigste Tier der damaligen Landfauna gewesen sein muß, hinter dem die lebenden Elefanten



Fig. 82. Rekonstruktion von Dinotherium giganteum KAUP, aus dem Unterpliozän Europas.

noch bedeutend an Körpergröße zurückstehen. Dinotherium gigantissimum aus dem Pliozän Rumäniens, das einen sehr alten und mächtigen Bullen des in Europa weit verbreiteten unterpliozänen Dinotherium giganteum, aber keine selbständige Art zu repräsentieren scheint, dürfte mit Elephas meridionalis aus dem oberen Pliozän zu den größten Landsäugetieren aller Zeiten gehört haben, neben denen das eiszeitliche Mammut geradezu klein erscheint.

Das auffallendste Merkmal von Dinotherium bilden die ungeheueren Stoßzähne des Unterkiefers, die als mächtige Hauer nach unten gerichtet waren und wohl weniger als Waffe wie als Werkzeug gedient haben dürften (Fig. 82). Wir wissen nicht, ob Dinotherium einen langen oder kurzen Rüssel besessen hat, aber das

letztere scheint wahrscheinlicher zu sein. Der allgemeine Habitus des Körpers war von dem des Mastodon angustidens kaum wesentlich verschieden. Das Gebiß des Dinotherium deutet darauf hin, daß es eine Nahrungsweise ähnlich wie der Tapir gehabt zu haben scheint, ebenso wie dies auch für die jochzähnigen Mastodonten der Tertiärzeit (z. B. Mastodon Borsoni) angenommen werden muß. Wir werden uns vorzustellen haben, daß Dinotherium giganteum einen Rüssel besaß, der bis etwa zum Ende der Unterkieferstoßzähne reichte, welche die Nahrungspflanzen für die Ergreifung durch den Rüssel zu lockern hatten. Auf welchem Wege die Entstehung der sehr eigenartigen Spezialisation der unteren Stoßzähne von Dinotherium erfolgt sein muß, wird uns durch den Fund eines Mastodonten im obersten Pliozän von Kansas, Mastodon dinotherioides

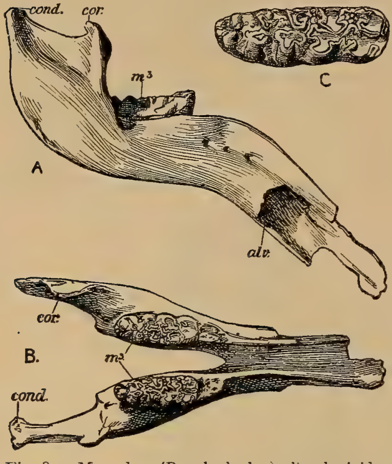


Fig. 83. Mastodon (Bunolophodon) dinotherioides Andrews, aus dem obersten Pliozän von Nordwest-Kansas. A Unterkiefer von der Seite, B von oben, in $^1/_{18}$ der natürlichen Größe. C unterer letzter rechter Molar in $^1/_9$ nat. Gr. (Nach C. W. ANDREWS.)

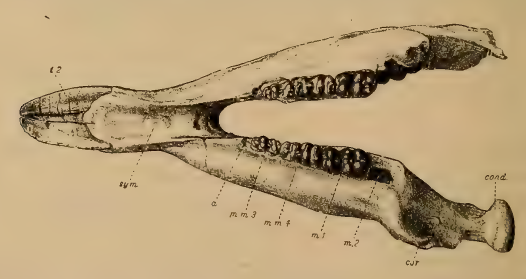


Fig. 84. Unterkiefer von Palaeomastodon Wintoni, aus dem Unteroligozän von Birket-el-Qurun (Fayum, Ägypten) in $^1/_6$ der natürlichen Größe. Junges, noch im Zahnwechsel befindliches Exemplar: die beiden letzten Milchmolaren (*m.m.3* und *m.m.4*) noch in Usur, *m2* noch nicht aus dem Kiefer durchgebrochen. (Nach C. W. ANDREWS.)

(Fig. 83) klar, bei dem der Unterkiefer dieselbe starke Abbiegung nach unten zeigt, wie wir sie für die Ahnen der Dinotherien anzunehmen haben. Aus einer Schaufel, wie sie die unteren Stoßzähne

von Palaeomastodon Beadnelli (Fig. 84) und von Mastodon angustidens bildeten, wurde ein Werkzeug, das nicht von unten nach oben, sondern wie eine Hacke von oben nach unten arbeitete.

Dinotherium giganteum ist, soweit aus den vorliegenden Resten aus Pikermi ein Schluß gezogen werden darf, in dieser Gegend nicht sehr häufig gewesen, was wohl durch die allgemeine Beschaffenheit der Landschaft seine Erklärung finden dürfte, die nach allen Anzeichen den Charakter einer Buschsteppe mit wenigen Wasserlachen und Oasen besessen zu haben scheint, so wie dies heute in den Gebieten der Massaisteppe in Afrika der Fall ist; Dinotherium ist aber kaum ein Bewohner der Buschsteppe gewesen, sondern hat wahrscheinlich sumpfigere Landstriche bevorzugt.

Ein weiteres Element der Großsäugetierfauna der Pikermischichten sind die Nashörner. Bis jetzt sind zwei Arten aus dem Pliozän von Pikermi bekannt; die erste, Ceratorhinus Schleiermacheri

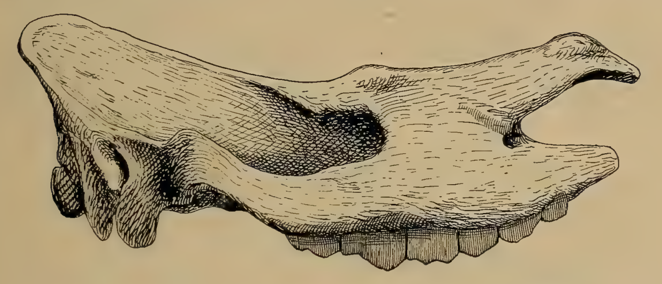


Fig. 85. Ceratorhinus aff. Schleiermacheri, Kaup, aus dem Unterpliozän von Pikermi. Etwa $^1/_6$ der natürlichen Größe. (Nach A. GAUDRY.)

(Fig. 85), die der Gruppe der durch das lebende Sumatranashorn, C. sumatrensis, vertretenen Abteilung der Rhinocerotiden angehört, war im Aussehen von dieser Art kaum wesentlich verschieden, während sich die zweite Art, Diceros (Atelodus) pachygnathus (Fig. 86), an die Gruppe anschließt, die in der Gegenwart durch das lebende afrikanische Doppelnashorn (Diceros bicornis) vertreten ist und von diesem äußerlich nicht durchgreifend verschieden gewesen zu sein scheint. Der Schädel trug Hörner und bot schon dadurch ein Bild, wie der Schädel der lebenden Arten der Gattungen Diceros und Ceratorhinus. Möglicherweise hat auch in Attika während der unteren Pliozänzeit eine Aceratheriumart gelebt, deren Reste auf der Insel Samos entdeckt worden sind, Aceratherium samium. Diese Art gehört einem Formenkreise an, der durch das unterpliozäne Aceratherium incisivum in Mitteleuropa, das gleichalterige Aceratherium Blanfordi, einem Bewohner der Grassteppen Chinas

und Ostindiens, und das gleichfalls unterpliozäne Aceratherium Persiae aus Maragha in Persien gebildet wird. Aceratherium Blanfordi und A. samium weisen ein bei den Nashörnern sonst sehr selten auftretendes Merkmal in Gestalt der bedeutend vergrößerten unteren Schneidezähne auf, die wahrscheinlich bei der Nahrungsaufnahme eine wichtige Rolle spielten. Das Aceratherium von Samos ist ohne Nachkommen erloschen.

Der Pikermifauna wird ihr eigenartiger Stempel durch die zahlreichen Hohlhörner oder Cavicornier aufgedrückt. Eine große Schar verschiedener Arten tritt uns in den Tonen von Pikermi ent-



Fig. 86. Diceros pachygnathus Wagner, aus dem Unterpliozän von Pikermi. Ungefähr $^1/_6$ der natürlichen Größe. (Nach A. GAUDRY).

gegen und es scheint, daß uns diese Knochenlager an den Ufern des Megalorhevma alle Cavicornierarten überliefert haben, die damals in den Buschsteppen Attikas lebten.

Die Heimat der Cavicornier liegt nicht in Europa und ist auch nicht, wie das bisher oft geschehen ist, in Afrika, sondern zweifellos in Zentralasien zu suchen, wo schon in der mittleren Tertiärzeit Vegetationsverhältnisse herrschten, welche die Entstehung der flüchtigen Steppentiere, wie es die Cavicornier ihrer überwiegenden Mehrzahl nach sind, ermöglichten. Wir können aber innerhalb der Hornträger zwei Stämme unterscheiden, die sich frühzeitig getrennt und verschiedene Entwicklungswege eingeschlagen haben; einzelne Zweige

beider Stämme haben sich zwar in ihrem Habitus einander genähert, so daß z. B. die der ersten Gruppe angehörigen Gazellen und Antilopen viele gemeinsame Züge mit den der zweiten Gruppe angehörigen Pferdeantilopen aufweisen, während namentlich im Gebisse durchgreifende Gegensätze zwischen beiden Gruppen bestehen. Bei der ersten Gruppe oder „Unterfamilie“ der Cavicornier, den Aegodontiern, tragen die Backenzähne stets einen glatten Schmelz, sind im Laufe der Stammesgeschichte schon sehr frühzeitig hypsodont, d. h. hochkronig geworden, und die Molaren besitzen nur selten Basalpfeiler und schwache Vertikalrippen an den Kronenhöckern. Dagegen ist der Schmelz bei den Backenzähnen jener Gattungen, welche die zweite Gruppe der Cavicornier bilden und die als die Boodontier unterschieden werden, immer rauh, die Molaren sind fast immer brachyodont, d. h. niedrigkronig und nur z. B. bei der unterpliozänen Pferdeantilope Plesiaddax aus China und den echten Rindern hypsodont; die Molaren tragen sehr häufig basale Schmelzpfeiler und Vertikalrippen an den Außenhöckern der oberen und an den Innenhöckern der unteren Molaren. Ein weiterer Gegensatz besteht darin, daß bei den Aegodontiern die oberen Molaren bedeutend länger als breit sind, während sie bei den Boodontiern einen fast quadratischen Kronenumriß besitzen.

Die Aegodontier umfassen folgende Gruppen:

1. Die bisher nur lebend bekannten Zwergböcke, Moschusböcke, Klippspringer und Bleichböcke (Neotragus, Raphicerus, Oreotragus, Madoqua, Ourebia), welche als Neotraginae oder Zwergböcke zusammengefaßt werden.

2. Die echten Gazellen und Antilopen (Antilopinae oder Gazellinae), die heute in Afrika und Asien leben und im unteren Pliozän in Europa weit verbreitet waren. Hierher gehört auch die Saigaantilope aus den Hochsteppen Zentralasiens, die in der Eiszeit nach Europa ausgewandert war und hier bei Eintritt eines wärmeren Klimas erloschen ist. Die Saiga ist eine Antilope, welche sich durch das seit der Miozänzeit immer kälter werdende Klima Zentralasiens, das erst in der Postglazialzeit wieder wärmer wurde, nicht nach wärmeren Gegenden verjagen ließ, sondern sich an die geänderten Verhältnisse anpasste und zu einem ständigen Bewohner der kalten Hochsteppen Asiens geworden ist, während ihre Verwandten in wärmere Gegenden abgezogen sind. Ein Verwandter der Saigaantilope, der gleichfalls seiner alten zentralasiatischen Heimat trotz des seit der Tertiärzeit bedeutend kälter gewordenen Klimas treu geblieben ist, ist der Tschiru oder Orongo (Pantholops Hodgsoni) aus dem tibetanischen Hochland; aus dem Pliozän von Tibet ist durch R. Lydekker eine Art (Pantholops hundesiensis) beschrieben worden.

3. Die dritte Gruppe der Aegodontier wird von den Gemsen oder Rupicaprinen gebildet. Auch diese Gruppe ist zweifellos zentralasiatischer Herkunft. Die echten Gemsen erreichten in Gesellschaft der Saigaantilope Europa in der Eiszeit; in Asien ist die Gattung Nemorhaedus zurückgeblieben. Die langschwänzige Waldziegenantilope (Nemorhaedus raddeanus) ist in Asien weit nach Norden verbreitet und kommt vom Amurland bis nach Korea vor. Dagegen hat sich der Goral (Nemorhaedus goral) in das Hochgebirge des Himalaya zurückgezogen, wo er den zwischen 1000 und 2000 m liegenden Höhengürtel bewohnt. Zu derselben Gruppe gehört der lebende Takin (Budorcas taxicolor) aus dem tibetanischen Hochland sowie zwei andere Arten derselben Gattung, welche im gebirgigen Südostasien (von Bhutan und den Mischmibergen bis nach Schensi und Ost-Kansu in China) leben. Ebenso ist auch die Gattung Oreamnus (= Haploceros), die durch die nordamerikanische Schneeziege vertreten wird, von einigen Forschern den Gemsen angereiht worden, während sie von anderen als ein Angehöriger der Ovicaprinen betrachtet wird. Auch die Gattung Capricornis, die der Gattung Nemorhaedus nahesteht, und die in Ostasien weit verbreitet ist, gehört zu den felsliebenden Gemsen.

4. Die Ziegen und Schafe (Ovicaprinae) umfassen eine große Zahl von Arten, die sich besonders auf die formenreichen Gattungen Ovis und Capra verteilen; diese Gruppe ist wie die der Gemsen zentralasiatischer Herkunft. Ob die Gattung Oioceros (6), die M. Schlosser in die Verwandtschaft der Ovicaprinen stellt und die aus dem Unterpliozän Persiens und Griechenlands bekannt geworden ist, wirklich in diesen Kreis gehört, müßte, worauf mich Kollege O. Antonius aufmerksam macht, erst durch neuere Untersuchungen erhärtet werden.

5. Die letzte Gruppe der Aegodontier wird von den Moschusochsen oder Ovibovinen gebildet, die noch heute nur in sehr kalten Regionen Nordamerikas und Grönlands leben, in der Eiszeit aber eine zirkumpolare Verbreitung besaßen und auch weit nach Süden vordrangen, ohne aber die großen Kettengebirge Europas und Asiens zu überschreiten.

Überblicken wir die geographische Verbreitung der Aegodontier, so stellen sich die meisten Gattungen als Bewohner kälterer Gebiete dar; nur sehr wenige Gattungen, wie Antilope und Gazelle, sind in südlichere Gegenden vorgedrungen.

Die zweite, sehr formenreiche Gruppe oder „Unterfamilie" der Cavicornier, die Boodontier, ist gleichfalls asiatischen Ursprungs. Ein Teil der zu dieser Unterfamilie gehörenden Stämme, und zwar die Mehrzahl derselben, ist schon in der Pliozänzeit nach wärmeren Gegenden ausgewandert, hat sich während der Pliozänzeit in Europa

aufgehalten und ist wahrscheinlich gleichzeitig in Afrika eingezogen, wo er noch heute den Großteil der im gewöhnlichen Sprachgebrauche als „Antilopen“ bezeichneten Formen bildet. Der zweite Teil der Boodontier, welcher seinen Namen nach den Rindern oder Bovinen erhalten hat, ist erst sehr spät aus Asien ausgewandert. Wir kennen aus dem Pliozän der Siwalikberge Ostindiens, und zwar aus den oberen Pliozänschichten dieses Gebietes einige den Gattungen Bubalus und Bos nahestehende Arten. Auch ein Wisent (Bison sivalensis) ist aus dem Oberpliozän Ostindiens beschrieben worden, während aus dem Pliozän Europas und Nordamerikas überhaupt noch keine fossilen Rinder mit Sicherheit bekannt sind. Erst in der Eiszeit dringen sie aus Zentralasien sowohl nach Europa als auch nach Nordamerika vor.

Die Boodontier umfassen folgende Stämme:

1. Die Schopfantilopen oder Cephalophinen. Die Gattung Cephalophus lebt in Afrika und stellt einen Angehörigen einer asiatischen Auswanderergruppe dar, die erst im Plistozän aus ihrer Heimat nach Westen und Süden abgewandert zu sein scheint; aus dem Pliozän kennen wir bisher nur einige wenige Vertreter der Cephalophinen aus Asien (Protetraceros, Paraboselaphus u. a.).

2. Dagegen hat die Gruppe der Pseudotraginen, die nur durch fossile Vertreter bekannt ist, schon in der oberen Miozänzeit die ersten Vertreter, mehrere Eocerosarten und den großen Protragoceros Chantrei, nach Europa entsendet, denen in der unteren Pliozänzeit eine große Schar anderer Formen folgte, die sich auf die Gattungen Pseudotragus, Pachytragus, Protoryx und Tragoceros verteilen. Auch nach Nebraska ist in der Pliozänzeit ein Pseudotragine, Neotragoceros improvisus, ausgewandert; sie haben aber nirgends die Pliozänzeit überlebt.

3. Die Kuhantilopen oder Bubalidiniden, die sich in Afrika bis zur Gegenwart erhalten haben, erscheinen im unteren Pliozän in Ostasien, Persien und Griechenland mit den Gattungen Damaliscus, Prodamaliscus und Criotherium (= Urmiatherium).

4. Die schönen Pferdeantilopen oder Hippotraginen leben heute nur mehr in Afrika, waren aber in der Pliozänzeit in Ostasien, Ostindien, Persien und Griechenland heimisch. Hierher gehören die fossilen Gattungen Palaeoryx, Tragoreas, Plesiaddax, die lebenden Pferdeantilopen (Hippotragus), die Oryx- oder Säbelantilopen (Oryx) und die Mendesantilopen (Addax).

5. Die durch die lebenden afrikanischen Gattungen Pelea, Redunca und Kobus gekennzeichneten Riedböcke oder Cervicaprinen, die mitunter Reduncinen genannt werden, sind vielleicht

im Pliozän Ostindiens vertreten; aus europäischen Pliozänablagerungen sind sie bis jetzt nicht bekannt geworden.

6. Die Gruppe der Waldböcke oder Tragelaphinen, die durch die lebenden afrikanischen Gattungen Tragelaphus (Buschböcke), Strepsiceros (Kuduantilopen), Taurotragus (Elenantilope), Limnotragus (Sumpfböcke), Boocercus (Bongoantilope) und Nyala (Nyalaantilope) repräsentiert werden, denen sich noch der Nilgau (Boselaphus) anschließt, war schon im unteren Pliozän in Ostasien, Ostindien, Persien, Griechenland und Frankreich verbreitet und ist aus Afrika, wo diese Gruppe heute in voller Blüte steht, schon aus dem Plistozän nachgewiesen; sie hat aber aller Wahrscheinlichkeit nach schon zur Zeit der Pikermifauna Afrika erreicht. Die Gattungen Strepsiceros und Oreas treten mit den für die heutigen Arten wesentlichen Merkmalen schon im unteren Pliozän der Siwalikberge Ostindiens und in China auf. Die unterpliozänen Tragelaphinenarten verteilen sich außer auf die beiden schon genannten Gattungen Strepsiceros und Oreas aus dem asiatischen Pliozän auf die Gattungen Palaeoreas, Protragelaphus, Prostrepsiceros und Helicophora.

7. Die Rinder oder Bovinen, die in der Gegenwart in hoher Blüte stehen, sind bisher nur durch eine einzige Art, Proleptobos birmanicus, aus dem Unterpliozän Ostindiens nachgewiesen, haben aber zu dieser Zeit Europa noch nicht erreicht gehabt und sind auch bisher in den sonst sehr reichen Schichten von Maragha in Persien noch nicht entdeckt worden. Aus den oberen Pliozänbildungen der Siwalikberge, die mit den unterpliozänen Siwalikbildungen des Pendschab nicht verwechselt werden dürfen, sind bis jetzt folgende Bovinen bekannt: Bubalus platyceros (ein Büffel), Leptobos Falconeri (nach Guy E. Pilgrim (1913) ein Nachkomme des unterpliozänen Proleptobos birmanicus), Hemibos occipitalis, H. acuticornis, H. antilopinus, Bos acutifrons, Bos planifrons, Bos platyrhinus, sowie ein Wisent (Bison sivalensis). Aus diesen Funden geht hervor, daß die in Steppen entstandenen Rinder zuerst von Zentralasien her in Ostindien eingedrungen sind und sich von hier aus zunächst nach Westen nicht weiter verbreitet zu haben scheinen; die große Auswandererwelle der Bovinen dürfte sich erst in der Eiszeit in Bewegung gesetzt haben.

Aus dem Vorkommen der zahlreichen antilopenartigen Cavicornier im Unterpliozän von Pikermi darf nicht auf einen einheitlichen Steppencharakter der damaligen Landschaft geschlossen werden, die sich am Fuße des Pentelikongebirges ausdehnte, denn es gibt vielleicht keine zweite Gruppe der Huftiere, in der selbst nahe verwandte Arten eine so verschiedene Lebensweise führen wie dies bei den Cavicornierfamilien der Fall ist. Freilich sind einzelne

Gruppen vorwiegend Bewohner von Steppen, wie die Gazellen, die man als typische Wüsten- und Steppentiere bezeichnen darf, während andere, wie die Tragelaphinen und Cervicaprinen vorzugsweise sumpfige Uferwälder bewohnen. Aber selbst nahe verwandte Arten, wie der große Kudu (Strepsiceros strepsiceros) und der kleine Kudu (Strepsiceros imberbis) haben eine ganz verschiedene Lebensweise, da der erstere Felsland und Berggegenden im allgemeinen bevorzugt, in denen Strauch- und Dornbuschbestände vorherrschen oder jene Vegetationstype auftritt, die wir als Baumsteppe zu bezeichnen pflegen, während der kleine Kudu ein ausgesprochenes Urwaldtier ist und sich mit Vorliebe im dichten Dschangel an den Flußufern aufhält. Wir sehen daraus, dass es nicht leicht möglich ist, aus dem Vorkommen einer fossilen Antilopenart auf ihre Lebensweise einen bestimmten Schluß zu ziehen, wenn in der Gegenwart so nahe Verwandte so verschiedene Lebensgewohnheiten haben, die sich kaum in den Merkmalen des Gebisses ausprägen. Wenn wir jedoch eines Tages fossile Antilopen finden würden, deren Zehen die für die lebenden Limnotragusarten charakteristische sekundäre Zehenverlängerung aufweisen, so würden wir allerdings imstande sein, für eine solche fossile Art dieselbe Lebensweise anzunehmen, nämlich das Leben in Sümpfen, wobei es für das Tier von großem Vorteil ist, seine Fußfläche durch die Spreizung der verlängerten Zehen zu vergrößern.

Wir kennen Antilopen aus dem Urwald und aus der Wüste, aus dem Sumpfland und aus den trockensten Steppen, aus Dickichten und aus baumarmen Gebieten, aus den Niederungen und aus dem Hochgebirge. Manche leben einzeln oder paarweise, was namentlich für die kleineren Arten gilt; aber auch dies ist keine allgemeine Regel, denn der Springbock (Antidorcas marsupialis) lebt in ungeheueren Herden, die sich besonders in den Zeiten der Wanderungen, die diese Antilope ausführt, auf Ziffern von 50 000 Stück und darüber vermehren; ja, es sind sogar Angaben über Herden von Millionen von Stücken gemacht worden. Viele leben stets getrennt und meiden ängstlich die Berührung mit den Rudeln anderer Arten, während manche mit Vorliebe sich unter die Herden fremder Arten mischen, wie dies namentlich beim Gnu beobachtet worden ist. Wenn auch die Mehrzahl der lebenden Antilopenarten die grasbestandene Steppe zur Äsung aufsucht, so sucht sich wieder die eine Art durch rasche Flucht in das offene Gelände einem feindlichen Überfall zu entziehen, während die andere Art in das Dickicht flüchtet.

Im allgemeinen werden wir aber kaum fehlgehen, wenn wir für die Landschaft der Gegenden von Pikermi in der unteren Pliozänzeit einen Vegetationscharakter annehmen, der durch das Vor-

herrschen einer baumarmen Grassteppe gekennzeichnet war, die gegen den Pentelikon zu von dichteren Buschwaldbeständen abgelöst wurde. Jedenfalls wird das Gebiet wasserreicher gewesen sein als heute und hat sich in seinem allgemeinen Charakter wohl am ehesten dem Landschaftstypus der heutigen Massaisteppe genähert, wenn auch die Florenelemente der Pliozänsteppe von Pikermi andere gewesen sein dürften.

In diesen Rahmen haben wir uns die dichten Rudel oder vereinzelten Familien der verschiedenen Arten hineinzudenken, deren

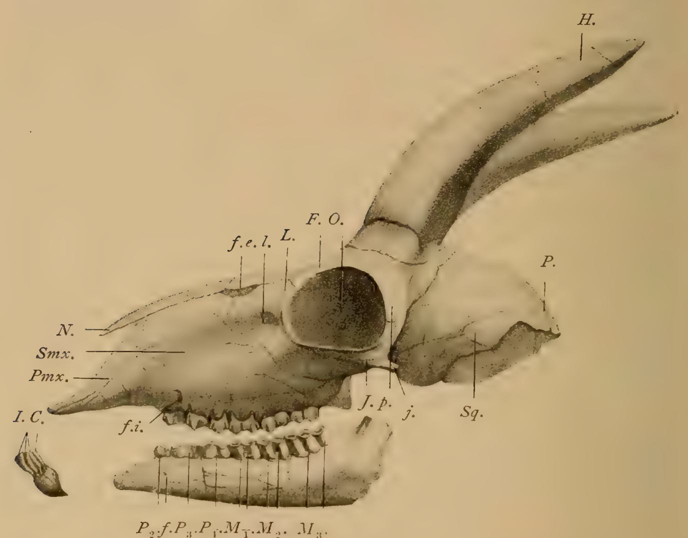


Fig. 87. Schädel von Gazella brevicornis Roth et Wagner, aus dem Unterpliozän von Pikermi. $^1/_2$ natürliche Größe. (Nach A. GAUDRY.)

I. = Inzisiven, *C.* = Canin, $P_{\overline{2}}, P_{\overline{3}}, P_{\overline{4}}$ = Prämolaren, $M_{\overline{1}}, M_{\overline{2}}, M_{\overline{3}}$ = Molaren des Unterkiefers. *f* = Foramen mentale des Unterkiefers. *f. i.* = Foramen infraorbitale. *Pmx.* = Praemaxillare, *Smx.* = Supramaxillare, *N.* = Nasale, *f. e.* = Foramen ethmoidale, *l.* = Tränengrube, *L.* = Lacrymale, *F.* = Frontale, *O.* = Orbita, *H.* = Hornzapfen des Frontale, *P.* = Parietale, *Sq.* = Squamosum, *J.* = Jugale, *j.* = Jochbogen, *P.* = Postorbitalrand.

Reste in beträchtlicher Zahl in den roten Tonen von Pikermi begraben liegen.

Weitaus die häufigste Art scheint die kleine Gazella brevicornis (Fig. 87) gewesen zu sein. Zu vielen Hunderten sind die Hörner und Unterkiefer dieser Art bei Pikermi gefunden worden und wir dürfen annehmen, daß noch tausende von Resten in den noch unausgebeuteten Knochennestern begraben liegen. Wahrscheinlich ist die zweite aus Pikermi beschriebene Art, Gazella de-

perdita, mit der erstgenannten identisch, aber über diese Frage kann einstweilen noch nicht das letzte Wort gesprochen werden.

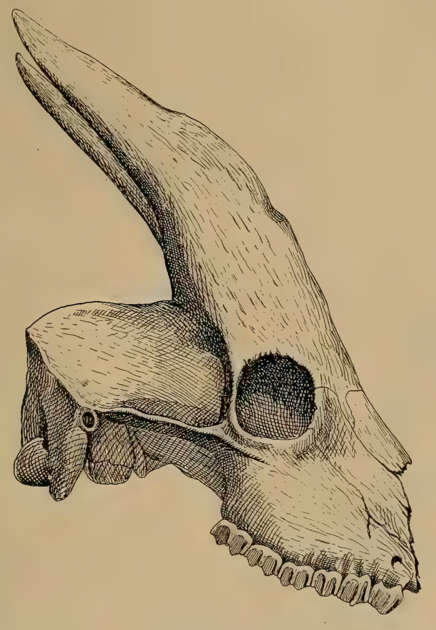


Fig. 88. Tragoceros Amalthea, Roth et Wagner, aus dem Unterpliozän von Pikermi. Etwa $^1/_3$ der natürlichen Größe. (Nach A. GAUDRY.)

An Häufigkeit steht der kleinen Gazelle von Pikermi eine größere Pseudotraginenart, Tragoceros Amalthea (Fig. 88), nicht oder kaum nach. Die knöchernen Schädelzapfen dieser Art sind stark lateral komprimiert und obwohl zahlreiche Varietäten der Hornzapfenform vorliegen, so ist doch den meisten eine eigentümliche Einbuchtung des Vorderrandes gemeinsam.

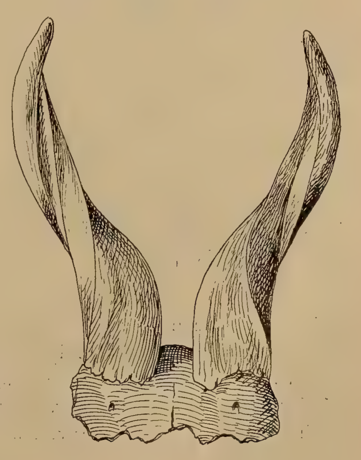


Fig. 89. Vorderansicht des Schädeldaches (Fragment) mit den beiden Schädelzapfen von Oioceros Rothi, Wagner, aus dem Unterpliozän von Pikermi. Etwa $^1/_3$ der natürlichen Größe. (Nach A. GAUDRY.)

Zu derselben Familie sind auch die Schädelzapfen einer unter dem Namen Protoryx Carolinae beschriebenen Antilope zu stellen.

Oioceros Rothi (Fig. 89) würde nach der Auffassung von M. SCHLOSSER die Gruppe der echten Schafe und Ziegen im Unterpliozän Griechenlands vertreten.

Zu den prächtigsten Antilopen der Pikermifauna und den schönsten bisher bekannten fossilen Antilopen überhaupt gehören die unter dem Namen Palaeoryx Pal-

Fig. 90. Palaeoryx Pallasi, Gaudry, aus dem Unterpliozän von Pikermi, etwa in $^2/_9$ der natürlichen Größe. (Nach A. GAUDRY.)

Fig. 91. Seitenansicht des Schädels von Palaeoreas Lindermayeri, Wagner, aus dem Unterpliozän von Pikermi. Etwa $^1/_3$ der natürlichen Größe. (Nach A. GAUDRY).

lasi beschriebenen Pferdeantilopen (Fig. 90) mit mächtigen, weit nach hinten und oben aufstrebenden Hornzapfen, die auf ein mächtiges Gehörn schließen lassen. Die Tragelaphinen sind durch Palaeoreas Lindermayeri (Fig. 91), Protragelaphus Skouzèsi (Fig. 93) und Helicophora rotundicornis vertreten. Die Kuhantilopen lebten, wie

Criotherium argaloides (Fig. 92) beweist, gleichfalls zu dieser Zeit in Europa.

Trotz der überaus zahlreichen Funde von Kiefern mit wohlerhaltenen Zähnen und hunderten von Hornzapfen und Schädelteilen ist somit die Artenzahl der Antilopenfauna von Pikermi verhältnismäßig sehr klein. Wahrscheinlich werden bei der Bearbeitung des von mir im Jahre 1912 aufgesammelten großen Materiales von Schädelresten, soweit dies die oberflächliche und vorläufige Durchsicht erkennen ließ, einige neue Formen hinzutreten, aber das Gesamtbild der Antilopenfauna von Pikermi dürfte nicht wesentlich beeinflußt werden. Um so auffallender ist daher die große Artenzahl der verschiedenen Cavicornier in den mit den Pikermitonen gleichalterigen Schichten von Samos, die darauf schließen läßt, daß in diesem Gebiete des alten ägäischen Festlandes ein reicheres Leben herrschte als in Pikermi, denn aus Samos ist bis jetzt ungefähr die doppelte Artenzahl von Cavicorniern bekannt (6).



Fig. 92. Seitenansicht des Schädels von Criotherium argaloides, F. Major, aus dem Unterpliozän (braune Tuffe) der Insel Samos, in etwa $^{2}/_{9}$ der natürlichen Größe. (Nach M. SCHLOSSER.)

Die Vorstellung, die wir uns von der Tierwelt der Gegend von Pikermi während der unteren Pliozänzeit zu machen haben, erfährt durch den Nachweis eines Rehs (Capreolus pentelici Dames) eine wichtige Erweiterung. Bisher liegt nur ein Geweih (Fig. 94) vor, das zuerst als Cervus pentelici beschrieben (7) und später von M. SCHLOSSER zur Gattung Dicroceros gestellt wurde. Da jedoch von TH. KORMOS (8) der Nachweis erbracht werden konnte, daß in den unterpliozänen Schichten von Polgárdi und Baltavár in Ungarn ein Reh ziemlich häufig auftritt, das auch durch Zahnreste vertreten (Capreolus Lóczyi Pohl.) und von Dicroceros sehr verschieden ist, so handelt es sich wohl auch in dem Pikermifund um ein Reh; ob die von A. GAUDRY unter dem Namen Dremotherium Pentelici beschriebenen Zähne zu

derselben Art wie der Geweihrest gehören, läßt sich einstweilen nicht mit Sicherheit feststellen. Das Geweih der Axishirsche unterscheidet sich von dem der echten Rehe, wie KORMOS hervorhebt, durch die tiefere Ursprungsstelle des Augensprosses, während bei den Rehen der Augensproß erst hoch oben an der Stange abzweigt, eine Erscheinung, die ebenso wie der für die Rehe charakteristische spitze Winkel, den der Augensproß mit der Stange bildet, für sie bezeichnend ist.



Fig. 93 A. Schädelzapfen und Schädeldach von Protragelaphus Skouzèsi, Dames, aus dem Unterpliozän von Pikermi. Etwa $^1/_3$ der natürlichen Größe. Original im Paläontologischen Institute der Wiener Universität.

Ein sehr wichtiges Element der Pikermifauna sind die verschiedenen Arten von Giraffen (Fig. 95). Sie erscheinen in dieser Zeit zum ersten Male, von Osten her vordringend, auf europäischem Boden und sind wahrscheinlich gleichzeitig in Afrika eingewandert, wo sie sich in den zwei Gattungen Camelopardalis und Okapia bis heute erhalten haben; in China, wo sie in unterpliozänen Schichten entdeckt worden sind, haben sie sich jedoch nicht eingebürgert und sind rasch erloschen. Ebenso sind im Unterpliozän Persiens und

Ostindiens Giraffen nachgewiesen worden. Sie sind zweifellos asiatischen, und zwar zentralasiatischen Ursprunges und bilden ein wesentliches Element der großen Auswandererwelle, die in der unteren Pliozänzeit diese Gegenden verließ, als das Klima ihrer ehemaligen Heimat kälter wurde und die Vegetation infolge der zunehmenden Trockenheit sich den Zuständen näherte, die heute in den Hochsteppen Zentralasiens herrschen. Nur wenige Faunen-elemente, darunter die Bovinen, die Pferde, die Saigaantilopen und die verschiedenen anderen Typen, die in der Eiszeit nach Europa vordrangen, haben sich in diesen Gebieten erhalten und weiter entwickelt, während die wärmeliebenden Cavicornier und die Giraffen Zentralasien verließen, als sich das Klima wesentlich verschlechterte und die Wasseradern, Sümpfe und Seen austrockneten, die für diese Tiere eine notwendige Lebensbedingung gebildet zu haben scheinen.

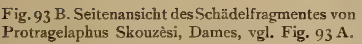


Fig. 93 B. Seitenansicht des Schädelfragmentes von Protragelaphus Skouzèsi, Dames, vgl. Fig. 93 A.



Fig. 94. A Rechtes, B Linkes Geweih von Capreolus Pentelici, Dames, in etwa $^1/_5$ der natürlichen Größe. — Pikermi in Attika. — (Nach W. DAMES, 1883; umgezeichnet.)

Unter den Giraffen von Pikermi ist Helladotherium Duvernoyi (Fig. 96), eine Type ohne Schädelzapfen, wohl die weitaus gewaltigste



Fig. 95. Rekonstruktion des Landschaftsbildes von Pikermi in der unteren Pliozänzeit. — Nach einem Aquarell von O. ABEL (1916).

Form. Der Hals dieser Art, die etwa die Größe eines Elchbullen erreichte, war viel kürzer als bei den lebenden Camelopardalisarten

und da auch die Vorder- und Hinterbeine ungefähr gleiche Länge besaßen, so muß Helladotherium ein ähnliches Bild geboten haben, wie es uns in der Gegenwart durch die afrikanische Okapia Johnstoni verkörpert wird. Eine zweite Gattung aus den Pikermitonen, Palaeotragus (P. Roueni, Fig. 97), unterscheidet sich von den lebenden Arten der Gattung Camelopardalis durch die weiter vorne stehenden, schlanken und stark gekrümmten Stirnzapfen; der einzige bisher beschriebene Schädel ist verhältnismäßig klein. Eine dritte Gattung aus den Schichten von Pikermi, die bei meinen Ausgrabungen 1912 entdeckt wurde, scheint zu der früher nur aus Samos bekannt gewesenen Gattung Samotherium zu gehören, die einen kurzen, der Gattung Helladotherium ähnlichen Hals besaß und auf der Stirne

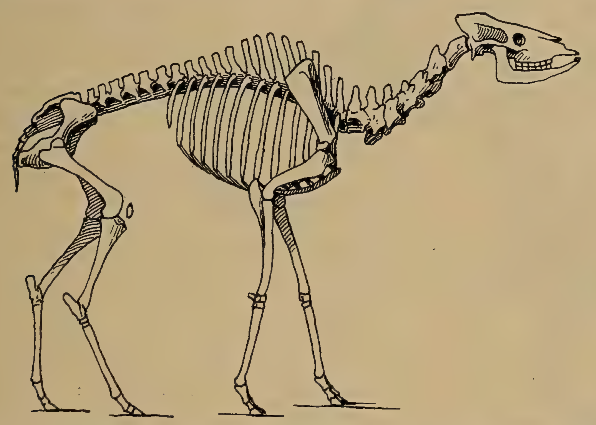


Fig. 96. Rekonstruktion des Skelettes von Helladotherium Duvernoyi, Gaudry et Lartet, aus dem Unterpliozän von Pikermi. Die Schädellänge beträgt bei einem voll erwachsenen Tier etwa 70 cm. (Nach A. GAUDRY, umgezeichnet.)

unmittelbar über den Augenhöhlen beiderseits je einen niederen Schädelzapfen trug, der indessen nur den Männchen eigentümlich gewesen zu sein scheint, da andere Schädel von genau gleichem Bau keine Stirnzapfen besitzen. Andererseits weist das Skelett von Samotherium viele gemeinsame Züge mit den lebenden Giraffen auf. Endlich ist auch die Gattung Camelopardalis selbst in Pikermi gefunden worden; ob mehrere Arten vorliegen oder die Abweichungen zwischen den verschiedenen Resten nur durch Geschlechtsmerkmale und Altersunterschiede bedingt sind, wird erst entschieden werden können, wenn das große und schöne Material, das noch immer unbearbeitet in der Sammlung der Athener Universität liegt, einmal gründlich untersucht sein wird.

Die sehr eigentümlichen Sivatheriinen, die im Unterpliozän Ostindiens und Chinas gefunden worden sind, scheinen der Pikermifauna gefehlt zu haben. Indessen ist ein Vertreter dieser mit den Giraffen verwandten Paarhufergruppe bis nach Adrianopel gelangt, von wo ich (1904) einen Schädelzapfen zur Untersuchung erhielt, welcher der Gattung Sivatherium (Fig. 98) angehört und somit den westlichsten bisher bekannten Vertreter dieses Stammes darstellt (9). Auch in Samos ist bisher keine Spur von Sivatheriinen aufgefunden worden, obwohl diese Fauna eine größere Zahl östlicher Elemente als jene von Pikermi enthält und hier die Anwesenheit von Sivatherium oder einer verwandten Gattung noch am ehesten zu erwarten wäre.



Fig. 97. Palaeotragus Roueni, Gaudry, eine gehörnte Giraffe aus dem Unterpliozän von Pikermi in Attika. Etwa 1/4 der natürlichen Größe. (Nach A. GAUDRY.)



Fig. 98. Rekonstruktion des Schädels von Sivatherium giganteum Falc. et Cautl., aus dem Pliozän der Siwalikberge in Ostindien. Sehr stark verkleinert. (Nach O. ABEL.)

Unter den Paarhufern stellt noch ein Vertreter der Suiden oder Schweine ein wichtiges und häufiges Element der Pikermifauna dar. Zahlreiche Reste, darunter einige wohlerhaltene Schädel (Fig. 99—101) neben vielen anderen Elementen des Skelettes ermöglichen uns, ein gutes Bild von dem Skelettbaue und dem Aussehen dieser großen Art zu gewinnen. Im Schädel fällt die Kleinheit der oberen und unteren Hauer selbst bei sehr alten Ebern auf;

an Stelle der Hauer sind gewaltige Knochenprotuberanzen über den oberen Eckzähnen ausgebildet, die beim Wühlen den gleichen Dienst versehen haben dürften wie die großen Hauer unseres Wildschweins oder des mächtigen Listriodon aus dem europäischen Miozän. Ein weiteres auffallendes Merkmal von „Sus" erymanthius aus Pikermi sind die von Luftzellen erfüllten und stark aufgetriebenen Jochbögen. Die Tiere scheinen sich im Röhricht an den Ufern des Baches herumgetrieben zu haben, der damals vom Pentelikon gegen Osten herabzog und an dessen Ufern sich auch das große Dinotherium aufhielt. Die auffallend zahlreichen Funde tief abgekauter Zähne scheinen indessen dafür zu sprechen, daß das Schwein von Pikermi auch eine härtere Nahrung, wie sie ihm die Steppenpflanzen boten, nicht verschmäht haben dürfte, so wie dies auch bei dem afrikanischen Warzenschwein (Phacochoerus africanus) der Fall ist, das ein ausgesprochener Steppenbewohner ist, aber dabei sich stets in der Nähe von Wasserläufen oder Sümpfen aufhält.



Fig. 99. Oberansicht des Schädels von Sus erymanthius Roth et Wagn., aus dem unteren Pliozän von Pikermi. Schädellänge ungefähr 55,5 cm. (Nach A. GAUDRY.)

In ungeheueren Mengen tritt in den Schichten von Pikermi ein Huftier auf, das der Fauna ihr bezeichnendes Gepräge verleiht und nach dem auch die Unterpliozänfaunen Europas und Asiens benannt zu werden pflegen; das ist Hipparion. Hipparion war ein dreizehiges Pferd von der Größe und wahrscheinlich auch dem Habitus eines Zebras (Fig. 102) und hat die Buschsteppen Attikas in der unteren Pliozänzeit in Herden bevölkert, die wohl viele tausend Stück umfaßt haben. In der afrikanischen Massaisteppe

(Fig. 103), im Gebiete des Kenia und Kilimandscharo lebt ein Tigerpferd, das Grantzebra (Equus Granti) in so ungeheuren Mengen, daß wir, ebenso wie wir die Pikermifauna als „Hipparionfauna“

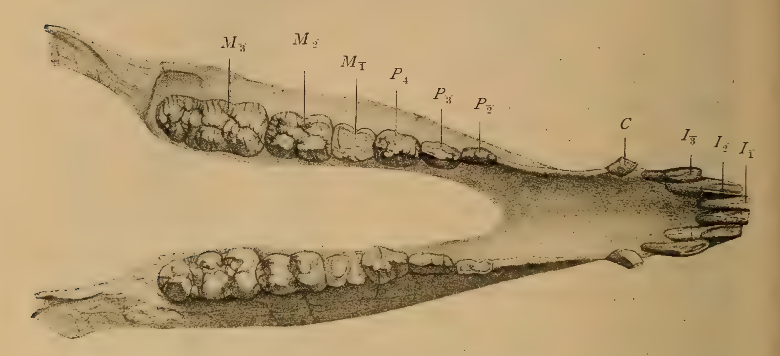


Fig. 100. Unterkiefer von Sus erymanthius Roth et Wagner, in $^3/_4$ der natürlichen Größe. (Nach A. GAUDRY.)

$I_{\overline{1}}$, $I_{\overline{2}}$, $I_{\overline{3}}$ = erster bis dritter Schneidezahn (Inzisiv); C = Eckzahn (Canin); $P_{\overline{2}}$, $P_{\overline{3}}$, $P_{\overline{4}}$ = zweiter bis vierter Lückenzahn (Prämolar) des Ersatzgebisses; $M_{\overline{1}}$, $M_{\overline{2}}$, $M_{\overline{3}}$ = erster bis dritter Mahlzahn (Molar); $M_{\overline{1}}$ stärker abgekaut als $P_{\overline{4}}$, weil der letztere erst durchbricht, wenn der $M_{\overline{1}}$ schon stark abgenützt ist, eine bei den Säugetieren mit Zahnwechsel regelmäßige Erscheinung (vgl. Fig. 161). Zu beachten ist die auffallende Kleinheit des Hauers im Vergleich zu anderen Schweinen (z. B. Listriodon, Fig. 161, oder Sus scrofa L).



Fig. 101. Schädel von Sus erymanthius Roth et Wagner, aus dem Unterpliozän von Pikermi, von der Seite gesehen. Rekonstruktion auf Grundlage eines bei der Expedition nach Pikermi (1912) ausgegrabenen Schädels. Original im Paläobiologischen Lehrapparate der Wiener Universität. (Schädellänge 55,5 cm.)

zu bezeichnen pflegen, auch diese Tiergemeinschaft, die uns in der Anordnung und Verteilung ihrer Elemente ein getreues Spiegelbild



Fig. 102. Hipparion mediterraneum Hensel in der unterpliozänen Buschsteppe von Pikermi in Attika. — Nach einem unter der Leitung von O. ANTONIUS vom akad. Maler H. RÉVY entworfenen Ölbilde im Paläobiologischen Lehrapparate der Wiener Universität.

der Pikermifauna der unteren Pliozänzeit darstellt, als die „Zebrafauna" des heutigen Afrikas bezeichnen dürfen.

Freilich weist das Zebra in seinen verschiedenen Arten bemerkenswerte Unterschiede gegenüber Hipparion auf. Müssen wir

uns auch aus den erhaltenen Skelettresten des Hipparion ein Bild entwerfen, wie es uns die lebenden Zebras darstellen, wenn es sich um eine Vorstellung von dem Leben und Treiben dieser tertiären Wildpferde handelt, so ist doch bei näherem Vergleiche ein wichtiger Unterschied zwischen beiden Typen wahrzunehmen, der sich auch äußerlich stark ausgeprägt haben muß, das ist der Besitz von

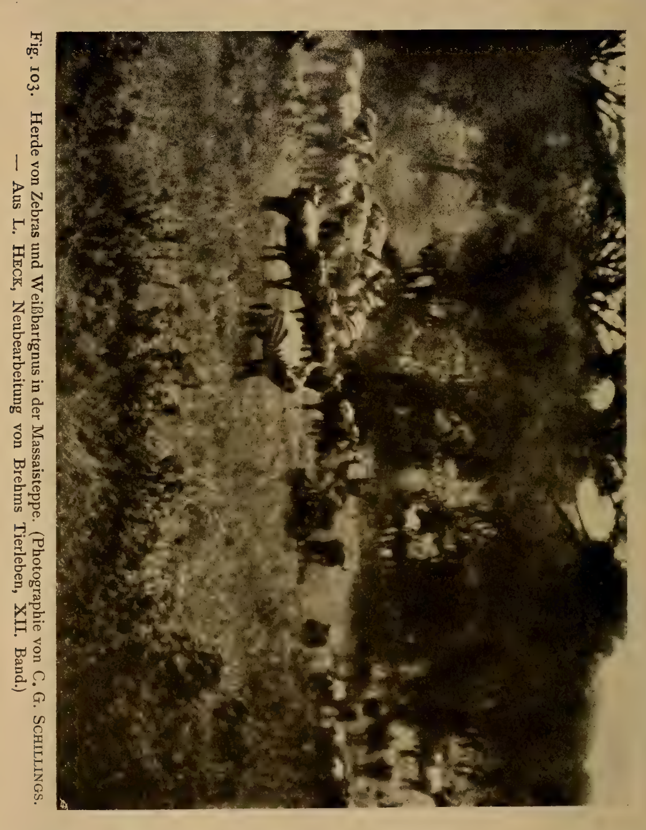


Fig. 103. Herde von Zebras und Weißbartgnus in der Massaisteppe. (Photographie von C. G. SCHILLINGS. — Aus L. HECK, Neubearbeitung von Brehms Tierleben, XII. Band.)

drei freien, huftragenden Fingern und Zehen (Fig. 104), während bei allen lebenden Pferden die Seitenzehen in Hand und Fuß vollständig von der Haut umschlossen sind und die freien Phalangen gänzlich verloren haben, so daß der Lauffinger und die Laufzehe, die in Hand und Fuß vom dritten Finger- bzw. Zehenstrahl gebildet werden, allein die Last des Körpers tragen. Auch bei Hipparion

ist nur mehr der dritte Strahl in Hand und Fuß funktionell gewesen, aber die beiden Seitenfinger und Seitenzehen waren noch verhältnismäßig lang und trugen Hufe. Das Bild dieser Tiere muß also ein wesentlich anderes gewesen sein, wenn wir die Gestalt von Hand und Fuß berücksichtigen; wenn jedoch die Tiere flüchtig über die Steppe jagten, um ihrem gefährlichsten Feind, dem säbelzähnigen Machairodus, zu entfliehen, so haben diese flüchtenden Herden wohl dasselbe Bild geboten, wie es uns wiederholt aus dem Tierleben der Massaisteppe, am trefflichsten von C. G. SCHILLINGS in seinem Werke „Mit Blitzlicht u. Büchse“ geschildert worden ist.

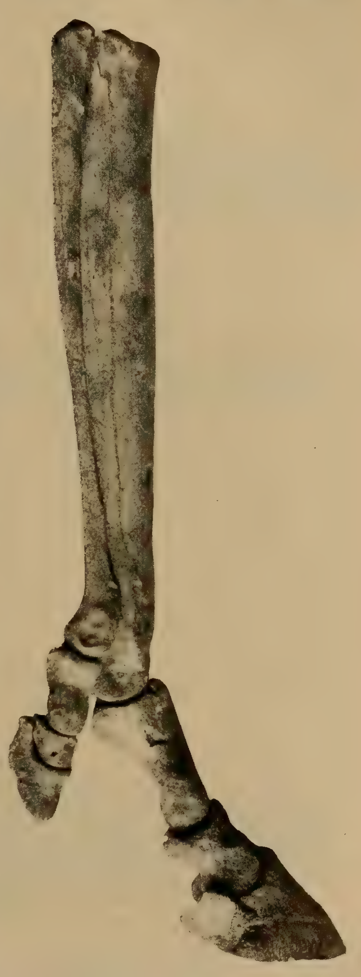


Fig. 104. Rechter Hinterfuß von Hipparion mediterraneum, Hensel, aus dem Unterpliozän von Pikermi, von rechts gesehen. Ungefähr 1/2 natürlicher Größe. — Originalphotographie.

Man hat in früherer Zeit die Auffassung vertreten, daß Hipparion nicht den unmittelbaren Vorläufer und Ahnen der Gattung Equus darstellt, sondern einem blind endigenden Seitenaste des Equidenstammes angehörte, der mit einigen oberpliozänen Hipparionarten ohne Nachkommen erloschen ist. Neuere Untersuchungen, vor allem die von O. ANTONIUS (10), haben jedoch gezeigt, daß wir uns in diesem Punkte geirrt hatten und daß Hipparion entgegen den früheren Ansichten über seine phylogenetischen Beziehungen zu den lebenden Pferden als der Ahne von Equus betrachtet werden muß. Der Grund für diese Widersprüche in der Beurteilung der stammesgeschichtlichen Rolle der Hipparionen liegt in der verschiedenen Bewertung der Charaktere der Mahlzähne. Vergleichen wir einen

Molaren des Hipparion von Pikermi (Fig. 105) mit dem eines rezenten Pferdes, etwa eines norischen Pferdes oder mit dem seines Ahnen, des Equus Abeli (Fig. 106), so fällt uns auf, daß der Innen-

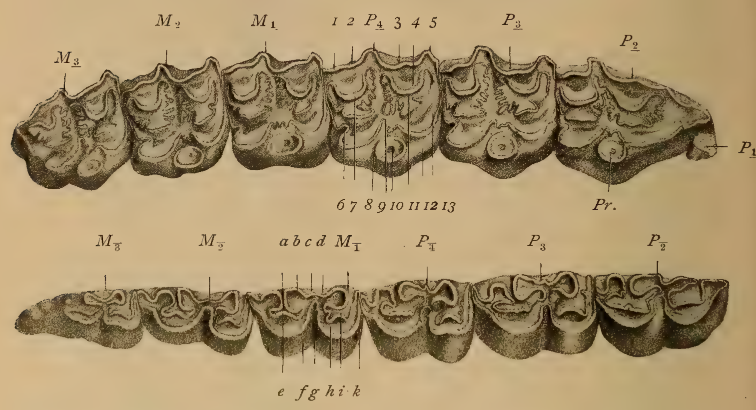


Fig. 105. A Obere ($P_{\underline{1}}$—$M_{\underline{3}}$), B Untere ($P_{\overline{2}}$—$M_{\overline{3}}$) Backenzähne von Hipparion mediterraneum Hensel, aus dem Unterpliozän von Pikermi. $^3/_4$ der natürlichen Größe. (Nach A. GAUDRY.)

$P_{\underline{1}}$—$P_{\underline{4}}$, $M_{\underline{1}}$—$M_{\underline{3}}$ = Prämolaren und Molaren des rechten Oberkiefers. $P_{\overline{2}}$—$P_{\overline{4}}$, $M_{\overline{1}}$—$M_{\overline{3}}$ = Prämolaren und Molaren des rechten Unterkiefers. *1—13* = Details des $P_{\underline{4}}$, *a—k* = Details des $M_{\overline{1}}$; *Pr* = Innenpfeiler (Protocon).

pfeiler der oberen Backenzähne beim Pferde mit den anderen Schmelzinseln zusammenfließt, während bei Hipparion der Innenpfeiler der oberen Backenzähne vollkommen und scharf von den



Fig. 106. Obere Backenzahnreihe von Equus Abeli Antonius, aus der Tundraschichte an der Basis des Lößes von Heiligenstadt in Wien, in $^3/_4$ der natürlichen Größe. — Original im Paläobiologischen Lehrapparate der Wiener Universität. (Nach O. ANTONIUS.)

übrigen Teilen der Krone getrennt ist. Erscheint hier ein scharfer Gegensatz zwischen den Hipparionen und den rezenten Pferden, so wird dieser scheinbar durchgreifende Gegensatz noch dadurch verstärkt,

daß der Zahnschmelz, der in die beiden inneren „Marken“ des Molaren vorspringt, bei Hipparion sehr stark, bei Equus dagegen bedeutend schwächer gefältelt ist.

Da somit die Backenzähne von Hipparion höher spezialisiert erscheinen als die der geologisch jüngeren Pferde, die der Gattung Equus angehören, eine Umkehrbarkeit der Entwicklung aber bis jetzt noch niemals nachgewiesen werden konnte, so sah man sich gezwungen, die Gattung Hipparion infolge ihrer höheren Spezialisierung im Baue der Backenzähne aus der Ahnenreihe der Gattung Equus auszuschalten und die Quartärpferde mit anderen Tertiärpferden in stammesgeschichtliche Beziehungen zu bringen.

Eine Zeitlang galt diese von A. Weithofer und Marie Pavlow vertretene Ansicht von der phylogenetischen Stellung der Hipparionen als richtig. Erst 1903 machte Schlosser darauf aufmerksam, daß die Isolierung des Innenpfeilers bei Hipparion aus dem Grunde nicht als ein Einwand gegen die Abstammung der jüngeren Pferde von Hipparion angesehen werden dürfe, weil an stark abgenutzten oberen Backenzähnen von Hipparion, und zwar namentlich an Prämolaren der bei frischen Zähnen deutlich getrennte Innenpfeiler mit dem übrigen Zahne verschmilzt und der Hipparionzahn somit ontogenetisch zu einem Equuszahn wird. Auch die starke Fältelung, welche die Schmelzränder der inneren Marken der Backenzähne von Hipparion zeigen, verschwindet allmählich an stark abgekauten Zähnen, so daß diese weit mehr an Pferdezähne erinnern als dies bei frischen und nicht tief abgekauten Zähnen der Fall ist. Zu alledem kommt, daß bei dem oberpliozänen Equus Stenonis die Schmelzfältelung mitunter ziemlich stark ist, und zwar stärker als bei den lebenden Pferdearten und daß somit in dieser Hinsicht Equus Stenonis eine Übergangsform zwischen dem mittelpliozänen Hipparion crassum aus Roussillon und den quartären Wildpferden darstellt; bei Hipparion crassum, das sich durch die weiter vorgeschrittene Reduktion der Seitenzehen als eine höher spezialisierte Form gegenüber den unterpliozänen Hipparionen erweist, ist bereits ein wesentlicher Schritt weiter in der Richtung gegen die lebenden Pferde getan worden.

O. Antonius hat 1913 (11) darauf hingewiesen, daß das kleine Hipparion von Samos, Hipparion minus (Fig. 107), sich durch eine einfachere Schmelzfältelung der Backenzähne von dem in Pikermi dominierenden Hipparion mediterraneum unterscheidet und in dieser Hinsicht an die Backenzähne der lebenden Esel erinnert. Bei der Durchsicht mehrerer hundert Hipparionzähne in den Wiener und Münchener Sammlungen konnte O. Antonius an sehr vielen Backenzähnen dieser Formen eine Verbindung des Innenpfeilers mit dem

Zahne beobachten. Diese Vereinigung ist nach ANTONIUS nicht nur an tief abgekauten, sondern auch an frischen Backenzähnen, namentlich bei denen des Hipparion minus von Samos zu beobachten. Zu erwähnen ist noch, daß auch die Backenzähne der lebenden Pferde in frischem und wenig abgekautem Zustande eine reichere Schmelzfältelung aufweisen als in stark abgekautem, so daß sich also auch hier dasselbe Bild wie im Laufe des Abkauungsprozesses der Hipparionzähne darbietet. Mit diesen Feststellungen ist die stammesgeschichtliche Beziehung von Hipparion zu Equus aufgeklärt und es wäre nur noch notwendig, darauf hinzuweisen, daß hier ein Fall vorliegt, der keineswegs gegen die Richtigkeit des Dolloschen



Fig. 107. Schädel einer kleinen Hipparionart (Hipparion minus Pavlow) aus dem unteren Pliozän von Samos. — Etwa $^1/_4$ der natürlichen Größe. (Nach TH. KORMOS.)

Prinzipes von der Nichtumkehrbarkeit oder Irreversibilität der Entwicklung spricht, da infolge eines Wechsels der Lebensweise nur der Verlust von früher erworbenen Spezialisationen eingetreten ist, nicht aber die Wiederentstehung eines durch eine längere Reihe von Generationen verlorengewesenen Organes. Die geänderte Nahrungsweise scheint bei dem Übergang von Hipparion minus zu den eurasiatischen jüngeren Equiden — Hipparion mediterraneum oder Hipparion crassum kommen nach den Untersuchungen von O. ANTONIUS keinesfalls als Ahnenformen in Betracht — den Bau der Backenzähne in der Richtung beeinflußt zu haben, daß aus stark gefältelten Zähnen wieder einfacher gefaltete hervorgingen. Dieser Gegensatz scheint dadurch bedingt zu sein, daß die älteren Hipparionen noch keine so ausgesprochenen Steppentiere

wie die meisten lebenden Pferde, sondern zum Teil noch Waldtiere gewesen sind. ANTONIUS macht auf die sehr beachtenswerte Tatsache aufmerksam, daß die Waldformen stets eine stärkere Schmelzfältelung der Backenzähne aufweisen als die gleichalterigen Steppenformen, was auch bei den eiszeitlichen Wildpferden beobachtet werden kann, unter denen Equus Abeli, ein von Waldformen abzuleitendes Tundrenpferd aus dem Plistozän Österreichs, eine weit stärkere Schmelzfaltung besitzt (Fig. 106) als sein Zeitgenosse Equus ferus, der ein ausgesprochener Steppenbewohner war. Die gleiche Erscheinung zeigen auch die nordamerikanischen Quartärpferde, unter denen das ausgesprochenste Waldpferd, Equus pectinatus, eine weitaus stärkere Schmelzfältelung als die Steppenformen zeigt.

Der Schädel von Hipparion (Fig. 107) unterscheidet sich in seiner Gesamtform ziemlich beträchlich von dem der lebenden Pferdearten; zu den Besonderheiten gehören tiefe Muskelgruben an den Seiten der Schnauze, die zwar nicht als Beweise für das Vorhandensein eines Rüssels, wohl aber als Anzeichen für das Vorhandensein einer ungewöhnlich starken Lippenmuskulatur anzusehen sind. Die Untersuchung der verschiedenen Hipparionschädel, die ich 1911 und 1912 in Pikermi ausgrub, und die O. ANTONIUS in Angriff genommen hat, dürfte auf diese Frage weiteres Licht werfen.

In Pikermi ist die weitaus häufigste Hipparionart das große Hipparion mediterraneum, während in Samos das kleine Hipparion minus stellenweise vorherrscht. Über die Unterscheidung der verschiedenen Arten, die im Unterpliozän in Europa lebten, sind noch eingehendere Untersuchungen notwendig.

In den einzelnen Knochennestern in den roten Tonen von Pikermi stellen die Knochen und Zähne von Hipparion mediterraneum das weitaus überwiegende Faunenelement dar. Wir werden uns die Buschsteppen Attikas, wie erwähnt, mit vielen Tausenden dieser schnellfüßigen Equiden bevölkert zu denken haben. Die Fältelung des Backenzahnschmelzes spricht wohl, wie wir gesehen haben, dafür, daß die Hipparionen nicht in dem Maße wie die Zebras der Massaisteppe ein ausschließliches Steppenleben geführt haben, sondern sich viel in den Buschwäldern aufhielten und hauptsächlich hier ästen. Trotzdem werden wir uns an die Schilderung halten dürfen, welche HARRIS von dem Leben der afrikanischen Zebras aus der Zeit um 1840 entwarf, wenn wir es versuchen wollen, die Reste der in den Pikermitonen begrabenen Hipparionen zum Leben zu erwecken.

„Schwerlich kann man sich ein schöneres Geschöpf denken, als dieses prachtvoll gezeichnete, kräftige, wilde, schnelle Kind der Steppe es ist. Auf weithin vor dem Auge des Jägers erstreckt sich die

sandige Ebene, und bloß hier und da wird deren rotschimmernder Grundton durch dunkle Flecke sonnverbrannten Grases unterbrochen, spärlich nur beschattet durch einzelne Bestände federblättriger Mimosen und in weiter Ferne durch die scharfen Linien im klaren Dufte schwimmender Berge.

„Inmitten solcher Landschaft erhebt sich eine dichte Staubwolke und steigt, von keinem Lufthauche beirrt, wie eine Rauchsäule zum klaren, blauen Himmel auf. Einige Geier kreisen über ihr. Näher und näher rollt sie heran. Endlich werden dunkle, lebende Wesen, welche sich in ihr wie tanzend zu bewegen scheinen, von Zeit zu Zeit, immer nur auf Augenblicke, sichtbar. Vom Dunkel sich lösend, erglänzen prachtvoll und seltsam gefärbte und gezeichnete Tiere im Strahle der Sonne: und heran sprengt, den Bauch auf der Erde, unter dröhnenden Hufschlägen, als ob ein Reiterregiment vorübereile, ein Trupp Tigerpferde, der Vortrab einer geschlossenen, in gedrängter Reihe dahinstürmenden Herde. In ungeordneter Eile jagen sie dahin, Hälse und Schweife gehoben, Nacken an Nacken mit ihren absonderlichen, streifigen, wiederkäuenden Genossen.

„Jetzt schwenkt und hält der Trupp einen Augenblick, um zu sichern. Langsamen Ganges, die Nüstern geweitet, die Mähne gesträubt, mit dem Schweife die Flanken peitschend, tritt ein kräftiger Hengst einige Schritte vor, erkennt den Jäger, schnaubt heftig und springt zur Herde zurück; und dahin eilt diese von neuem, wiehernd und die gestreiften Köpfe schüttelnd. Ein anderer Halt und neues Sichern. Die kleinen Pferdeohren böswillig nach hinten gelegt, verläßt jetzt eine flüchtige Stute die Reihe, naht, nicht ohne vorher noch ihre behenden Hufe gegen die Rippen eines ihrer Bewunderer zu werfen, dessen Mutwille ihn verleitet hatte, eine verlockende Gelegenheit wahrzunehmen und ihr einen Liebesbiß beizubringen. Und mit frohlockendem Wiehern und siegestrunkenem und gefallsüchtigem Aufwerfen ihres Hauptes, frei und fessellos wie der Wind, sprengt sie weiter, gefolgt von ihrem keineswegs abgeschreckten Liebhaber, bis der aufwirbelnde Staub beide wieder umhüllt und dem Auge entzieht."

Gibt uns auch das Tierleben, das heute in der Massaisteppe herrscht, mit seinen großen Zebraherden, Antilopenrudeln, Nashörnern und Elefanten in großen Umrissen das Bild, das die Tierwelt Attikas in der unteren Pliozänzeit geboten haben muß, so tritt uns doch noch aus dem Kreise der Huftiere in den roten Pikermitonen ein Huftier entgegen, das in der heutigen Tierwelt keinen Nachkommen mehr besitzt und ein durchaus eigenartiges, seltsames Bild geboten haben muß. Das ist das nashorngroße Chalicotherium Goldfussi (Fig. 108—110), das zuerst in den unterpliozänen Ablagerungen von

Eppelsheim bei Mainz entdeckt wurde; die ersten Funde beschränkten sich auf das Gebiß des Oberkiefers und Unterkiefers. Viel später kamen an einzelnen Fundstellen Reste der Extremitäten zum Vorschein und man erkannte, daß die früher als Gliedmaßenknochen von großen Xenarthren beschriebenen Reste der Gattungen Macro-



Fig. 108. Oberes Gebiß (Backenzähne) von Chalicotherium Goldfussi, Kaup, aus dem unteren Pliozän von Nikolsburg in Mähren. — ca. $^3/_4$ der natürlichen Größe. — (Original im Paläobiologischen Lehrapparate der Wiener Universität.)

therium, Ancylotherium, Schizotherium und Pernatherium verschiedenen Gattungen und Arten großer, ausgestorbener Huftiere angehörten, die den typischen Bau des Huftiergebisses mit einer Spezialisationsform der Gliedmaßen verbanden, die früher nur bei den „Edentaten",

d. h. bei den Xenarthren Südamerikas beobachtet worden war. Später wurden vollständigere Reste aus dem Miozän Frankreichs bekannt (Macrotherium magnum), die bewiesen, daß auch Chalicotherium dieser erloschenen Familie der Ungulaten, den Chalicotheriiden einzureichen sei, die eine eigene Ordnung, die der Ancylopoda, bilden. Auch in Nordamerika sind Reste dieser Formen gefunden worden und erst vor wenigen Jahren haben HOLLAND und PETERSON eine durch zahlreiche Reste bekannt gewordene Art, Moropus elatus, eingehend beschrieben (12), so daß wir heute über die Organisation dieser merkwürdigen Ungulaten in den Grundzügen unterrichtet sind.



Fig. 109. Grundphalange von Chalicotherium Goldfussi, Kaup, aus dem unteren Pliozän von Nikolsburg in Mähren. Ca. 3/4 der natürlichen Größe. (Original im Paläobiologischen Lehrapparate der Wiener Universität.)

Auch in Pikermi sind Gliedmaßenknochen von Chalicotheriiden (Fig. 110) zum Vorschein gekommen, und zwar sind sie wahrscheinlich mit der aus den Unterpliozänbildungen Mitteleuropas bekannt gewordenen Form Chalicotherium Goldfussi zu identifizieren. A. GAUDRY hat die ersten Funde dieser Art noch als Reste eines „nouveau genre d'édenté gigantesque" beschrieben (1) und abgebildet und auch bei meinen Grabungen im Jahre 1912 sind neuerdings Gliedmaßenreste dieser Form, aber noch immer keine Zähne, zum Vorschein gekommen.



Fig. 110. Metapodium und Phalangen von Chalicotherium pentelicum, Gaudry, aus dem Unterpliozän von Pikermi. 3/8 der natürlichen Größe. (Nach A. GAUDRY.)
(Beispiel einer unrichtigen Rekonstruktion. Vgl. dazu W. J. HOLLAND u. O. A. PETERSON, Memoirs of the Carnegie Museum, Vol. III, January 1914, Pittsburgh, U. S. A.)

Aus dem Gebisse des Chalicotherium Goldfussi (Fig. 108) und verwandter Arten geht hervor, daß das Tier nur eine sehr weiche Pflanzennahrung zu sich genommen haben kann, denn die Backenzähne haben sehr niedere, „brachyodonte" Kronen und es fehlen ihnen die verschiedenen Spezialisationen, die jenen Ungulaten zukommen, welche eine harte Pflanzennahrung verzehren. Die Backenzähne besitzen eine W-förmig geknickte Außenwand und der innere Teil der Zahnkrone wird von einem sehr schwachen und niederen Höcker gebildet. Würden diese Tiere auf eine harte Pflanzenkost, wie sie z. B. Steppengräser darstellen, angewiesen gewesen sein, so wären die Zähne schon lange vor Erreichung des



Fig. 111. Rekonstruktion des Lebensbildes von Chalicotherium pentelicum, Gaudry, aus dem unteren Pliozän von Pikermi in Attika. (Nach O. ABEL, 1920.)

ausgewachsenen Zustandes des Tieres bis auf die Wurzeln abgekaut gewesen. Es kann daher Chalicotherium nur sehr weiche Pflanzenkost genossen haben.

Die Gliedmaßen zeigen nun eine sehr eigenartige Spezialisation, die die ersten Beobachter zu der irrigen Meinung geführt hat, daß sie einem ausgestorbenen, großen Edentaten aus der Verwandtschaft von Megatherium, Mylodon usw. zuzuschreiben seien. Kein anderes Huftier besitzt einen solchen Fußbau; die dreizehige Hand und der gleichfalls dreizehige Fuß trugen an jeder der drei funktionellen Finger und Zehen gewaltige Scharrkrallen, welche zurückgelegt werden konnten. W. J. HOLLAND und O. A. PETERSON haben an den Resten eines nordamerikanischen Vertreters dieser Familie die

Rekonstruktion der Hand und des Fußes durchgeführt und gezeigt, daß die älteren Rekonstruktionen unrichtig waren.

Der Besitz von gewaltigen Scharrkrallen bei einem Huftier, dessen Gebiß nur zur Aufnahme weicher Pflanzenkost geeignet war, ist auf den ersten Blick gewiß sehr überraschend. Wir dürfen aber nicht vergessen, daß Chalicotherium ein wesentliches Element der Buschsteppenfaunen bildet, die in der Unterpliozänzeit Europa belebten. In der Steppe blühen zahlreiche Gewächse mit weichen, unterirdischen Knollen und Zwiebeln, die in der Trockenzeit nur ein unterirdisches Leben führen und nur in der Zeit der Frühjahrsregen die Steppe mit reichem Blütenschmuck überziehen. Derartige Pflanzen haben aller Wahrscheinlichkeit nach die Nahrung der Chalicotherien gebildet und die gewaltigen Scharrkrallen dieser Tiere dienten dazu, die unterirdischen Knollen und Zwiebeln auszugraben (13).

Die Chalicotheriiden haben eine wechselvolle Geschichte. Sie erscheinen zuerst im Mitteleozän der Vereinigten Staaten mit der Gattung Eomoropus, wandern im Oligozän in Europa ein, wo die Gattung Schizotherium gefunden worden ist und treten im Miozän wieder in Nordamerika auf (Moropus), während in Europa die Gattung Macrotherium zur gleichen Zeit lebte. Im Unterpliozän begegnen wir in Europa der Gattung Chalicotherium. Während jedoch im unteren Pliozän die Chalicotheriiden in Nordamerika bereits gänzlich erloschen zu sein scheinen, haben sie in derselben Zeit in Europa eine weite Verbreitung erreicht. Sie starben aber hier schon nach kurzer Zeit, noch im unteren Pliozän aus und erhielten sich nur in China bis in die Eiszeit, wo Chalicotherium sinense das letzte Glied dieser Familie darstellt (14). Aus Ostindien kennen wir eine Art (Chalicotherium sivalense) aus den unterpliozänen Siwalikbildungen. Wahrscheinlich haben sich die verschiedenen Wanderungen der Chalicotheriiden von einem Zentrum aus bewegt, das weder in Nordamerika noch in Europa, sondern in Zentralasien zu suchen sein dürfte, wie denn überhaupt das heutige Hochland von Asien die Geburtsstätte und Heimat der überwiegenden Mehrzahl der Säugetiere darstellt, von der aus immer wieder zu verschiedenen Zeiten Auswandererwellen nach Westen, Osten und Süden abgeflossen sind (15).

Wir werden wohl kaum fehlgehen, wenn wir für das Aussterben der Chalicotherien nicht etwa die zunehmende Verschlechterung des Klimas seit der mittleren Tertiärzeit im Bereiche der Nordhemisphäre verantwortlich machen. Auch heute bietet Innerafrika einer großen Zahl von Tieren eine Zufluchtsstätte, die aus den nördlicheren Regionen vertrieben worden sind, wo sie einst heimisch waren. Ebenso jedoch, wie sich nach der Herstellung der während

langer Abschnitte der Tertiärzeit unterbrochen gewesenen Landverbindung zwischen Nord- und Südamerika in das raubtierarme und zum mindesten von großen Raubtieren freie Huftierparadies Südamerikas eine Auswandererwelle ergießt, die Scharen von Raubtieren nach dem Süden bringt, die nunmehr die Fauna in furchtbarer Weise dezimieren (16), so hat wohl auch das Aufblühen der Raubtiere in der oberen Tertiärzeit die Schuld an dem Niedergang und Aussterben der Chalicotheriiden. Gegen kleinere Räuber konnten sich die großen, aber jedenfalls schwerfälligen und zu schnellem Laufe kaum befähigten Tiere durch Krallenschläge erfolgreich verteidigen; gegen die großen Machairodonten waren die Tiere fast wehrlos. Nur die stark bewehrten Huftiere, wie die Elefanten und Nashörner, oder die sich immer mehr zu flüchtigen Tieren ausbildenden Pferde und Paarhufer konnten ebenso wie die sich in das Wasser flüchtenden Säugetiere entweder den Angriffen der vielen Raubtiere entfliehen oder ihnen im offenen Kampfe entgegentreten; das schwerfällige Chalicotherium mußte in diesem ungleichen Kampfe zum Schlusse unterliegen.

Grabende Tiere sind in der Regel keine schnellfüßigen Typen und daher sind sie den Verfolgungen der Raubtiere fast hilflos preisgegeben, wenn ihnen nicht besondere Schutzmittel, wie ein starker Panzer, zu Gebote stehen. So sehen wir, daß die Schildkröten nur wenige Feinde haben, die ihnen gefährlich werden können; auch die Gürteltiere sind, wenigstens gegen die Angriffe kleinerer Feinde, auf freiem Felde geschützt. Für grabende Tiere steht aber noch ein Mittel zu Gebote, um sich den Angriffen starker und gefährlicher Feinde zu entziehen; gelingt ihnen auch nicht infolge der das rasche Laufen hindernden Grabkrallen die Flucht im offenen Gelände, so gelingt ihnen doch mitunter die Flucht unter die Erde. Diese Fähigkeit, sich bei Annäherung eines Feindes blitzschnell in den härtesten Erdboden einzuwühlen, hat wahrscheinlich die Erdferkel Afrikas vor der Ausrottung durch Raubtiere gerettet. Heute ist das Erdferkel auf das Kapland und das übrige Südafrika, sowie auf Mittelafrika beschränkt, aber es bildete auch ein Element der alten unterpliozänen Fauna, die wir als „Pikermifauna" bezeichnen. Seine Nahrung besteht ausschließlich aus Termiten und Ameisen; die scharfen Krallen befähigen das Erdferkel (Orycteropus capensis) dazu, in kurzer Zeit einen der Termitenhaufen von betonartiger Härte aufzubrechen; bei der Nahrungssuche geht es, wie TH. VON HEUGLIN schildert, mit känguruhartiger Körperstellung, häufig nur auf die Hinterfüße und den langen, kräftigen Schwanz gestützt, den Kopf senkrecht gegen die Erde gerichtet und sucht in den Erdspalten nach Ameisenbauten.

Ein Vertreter der Gruppe der Erdferkel oder Orycteropodiden (Orycteropus Gaudryi) ist sowohl aus den Schichten von Samos (17) wie aus den roten Tonen von Pikermi bekannt geworden, doch gehören die Reste dieser Art an beiden Fundstellen zu den größten Seltenheiten (Fig. 112). Ein Zahn ist aus gleichalterigen Schichten von Maragha in Persien beschrieben worden.

Das Erdferkel von Pikermi stellt unter den Faunenelementen dieser Gegend und Zeit einen durchaus fremdartigen Typus dar. Während wir für die weitaus überwiegende Mehrzahl der Pikermitiere eine asiatische Herkunft feststellen können, eine Herkunft, die sich dadurch erklären läßt, daß die ursprünglich in den miozänen Buschsteppen Zentralasiens zur Ausbildung gelangten Formen bei Veränderung der klimatischen Bedingungen ihrer ursprünglichen Heimat in die peripheren Gebiete abwanderten, haben wir bisher

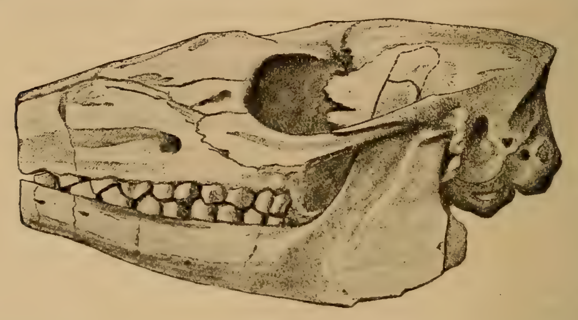


Fig. 112. Schädel von Orycteropus Gaudryi, Forsyth Major, aus dem unteren Pliozän der Insel Samos. Das vordere Schnauzenende fehlt. — Etwa $^2/_3$ der natürlichen Größe. (Nach C. W. Andrews.)

nicht die geringsten Anhaltspunkte dafür, daß die Orycteropodiden zu diesen asiatischen Faunenelementen gehören. Die ersten Vertreter der Familie erscheinen im Alttertiär Frankreichs (Palaeorycteropus Quercyi) (18), aber außer den Fundstellen von Samos, Maragha und Pikermi sind spätere Vertreter der Familie außerhalb Afrikas bisher nicht bekannt geworden. Es scheint, daß die Erdferkel eine Gruppe bilden, die sich in Afrika entwickelt und nur wenige Ausläufer nach dem Norden entsendet hat.

Die Geschichte der Orycteropodiden ist erst in den letzten Jahren etwas aufgehellt worden. Man hat sie früher mit den Maniden oder Schuppentieren sowie mit den Xenarthren oder Paratherien Südamerikas unter der systematischen Kategorie der Edentaten zusammenfaßt. Später hat man erkannt, daß die „Edentaten" der Neuen Welt etwas ganz anderes sind als die „Edentaten" der

Alten Welt und hat diese phylogenetische Erkenntnis auch im System zum Ausdrucke zu bringen gesucht, indem die Xenarthra oder Paratheria der Neuen Welt den Nomarthra der Alten Welt gegenübergestellt wurden. Erst 1918 hat aber W. D. MATTHEW die schon von einigen früheren Forschern angenommene Trennung der Erdferkel und der Schuppentiere als eine noch schärfere erkannt, als dies früher der Fall war (19). Er betrachtet nunmehr die Orycteropodiden als einen Seitenzweig, der von der Stammgruppe der Huftiere, den Protungulaten oder Condylarthren seinen Ursprung genommen hat. Immer wahrscheinlicher wird es, daß wir in diesen eigenartigen Säugetieren, die heute auf Afrika beschränkt sind, eine uralte, in Afrika seit jeher heimisch gewesene Familie zu erblicken haben, die auch nicht entfernt mit den Maniden und noch weit weniger mit den Gürteltieren, Faultieren und Ameisenfressern der Neuen Welt verwandt ist. Auch die Untersuchung des Gehirns durch G. ELLIOT SMITH (20) hat das Ergebnis gezeitigt, daß die Ähnlichkeiten des Gehirntypus der Erdferkel mit dem der primitiveren Ungulaten viel größer sind als mit irgend einer anderen Gruppe der Säugetiere. Die höchst sonderbare Spezialisation der Zähne, die unter den Säugetieren einzig dasteht, läßt sich, wie EINAR LÖNNBERG (21) dargelegt hat, am ehesten dadurch unserem Verständnis näherbringen, wenn wir in den noch erhaltenen Zahnrudimenten von Orycteropus nur die Wurzeln von Zähnen erblicken, die ihre Kronen verloren haben. Nach den Untersuchungen von W. D. MATTHEW (1918) sind die Erdferkel von den Schuppentieren als scharf geschieden zu betrachten, aber die Xenarthra oder „Edentaten der Neuen Welt" sind von den Pholidota oder den „Edentaten der Alten Welt" nicht so stammesverschieden, als man bisher vielfach gemeint hat, da in der vor kurzem in den Alttertiärbildungen (Untereozän, Wasatch Beds des Bighorn Basin, Wyoming) Nordamerikas entdeckten Gattung Palaeanodon, die sich in einer zweiten Art auch in dem paleozänen Clarks Fort Beds von Wyoming (Palaeanodon parvulus) bis in das Basaleozän zurückverfolgen läßt, eine Brücke zwischen den altweltlichen Schuppentieren und den neuweltlichen Taeniodonta vorzuliegen scheint, die ihrerseits wieder die Stammgruppe der Xenarthra bilden dürften (19).

Unter den verschiedenen Elementen der Pikermifauna darf aber eines ganz besonderes Interesse beanspruchen: ein Klippschliefer (Pliohyrax graecus) (22), der zuerst von A. GAUDRY unter dem Namen Leptodon graecus beschrieben worden war (1). Dieselbe Art ist auch in den unterpliozänen Ablagerungen der Insel Samos entdeckt worden und stellt den bis jetzt bekannten nördlichsten Vertreter der Ordnung der Klippschliefer oder Hyracoidea dar, die so-

wohl in ihren lebenden als auch in ihren fossilen Gattungen sonst nur aus dem Bereiche des afrikanischen Kontinents bekannt sind. Die Hyracoidea scheinen afrikanischer Herkunft zu sein; wir kennen aus den Oligozänablagerungen Ägyptens (23) bereits eine stattliche Anzahl verschiedener Arten, die sich auf die Gattungen Geniohyus, Bunohyrax, Mixohyrax, Pachyhyrax, Saghatherium und Megalohyrax verteilen und in der Familie der Saghatheriiden vereinigt werden. Der Formenreichtum dieser Familie ist sehr groß: zwischen Typen mit schweineartigem Gebiß (z. B. Geniohyus) und solchen mit pferdeartigem Gebiß (z. B. Saghatherium) bestehen vielfache Übergänge, die auf eine sehr verschiedene Nahrungsweise dieser oligozänen Hyracoideen schließen lassen. Auch die Körpergröße schwankt beträchtlich; nach M. SCHLOSSER erreichten die größten Arten ungefähr die Größe eines Wolfes.

Die Pikermiform gehört dieser Familie an. Die Saghatheriiden, die vollständig erloschen sind, besaßen eine lange, schmale Schnauze und ein gewölbtes Schädeldach, das einen Sagittalkamm trug; sie waren namentlich dadurch gekennzeichnet, daß die Augenhöhlen weit hinten lagen. Durch diese Merkmale unterscheiden sich die Saghatheriiden sehr bestimmt von den lebenden Angehörigen der Hyracoidea, die in der Familie der Hyraciden vereinigt werden; bei diesen ist die Schnauze verkürzt, das Schädeldach eben und nicht mit einem Sagittalkamm, sondern mit zwei Schläfenkanten versehen und die Augenhöhlen liegen bei ihnen weit vorne. Die beiden Stämme sind also allem Anscheine nach schon vor langer Zeit unabhängig geworden und die lebenden Klippschliefer, welche die kleine Klippschlieferart aus dem Kaplande (Procavia capensis), eine zweite kleinere Art aus Abessinien (Procavia shoana) und eine dritte, kleine Art aus Syrien und Arabien (Procavia syriaca) neben einigen baumbewohnenden Arten der Gattung Dendrohyrax (nur Dendrohyrax terricola aus Usambara soll sich tagsüber zwischen Felsen aufhalten und nur in der Nacht auf Bäume klettern) umfassen, stellen einen wahrscheinlich schon im Alttertiär abgezweigten Ast des Hyracoideenstammes dar. Auch innerhalb der Familie der Hyraciden sehen wir zwei verschiedene Lebensarten scharf ausgeprägt: die eine Artengruppe (Procavia) enthält nur Steppen- und Felsenbewohner, während die Angehörigen der zweiten Gruppe (Dendrohyrax) mit Ausnahme von Dendrohyrax terricola zur arboricolen Lebensweise übergegangen sind. Wir werden auch den letzten Vertreter der Saghatheriiden, Pliohyrax graecus, als ein Element der Bergsteppenfauna anzusprechen haben, die während der unteren Pliozänzeit das damalige ägäische Festland bewohnte. Sein Gebiß spricht dafür, daß er sich von harten Steppenpflanzen ernährte.

Nur sehr wenige Überreste geben uns ein Bild von der Nagetierfauna, die in der unteren Pliozänzeit in Attika lebte. Einstweilen ist das Vorhandensein eines Stachelschweins (Hystrix primigenia, Fig. 113)

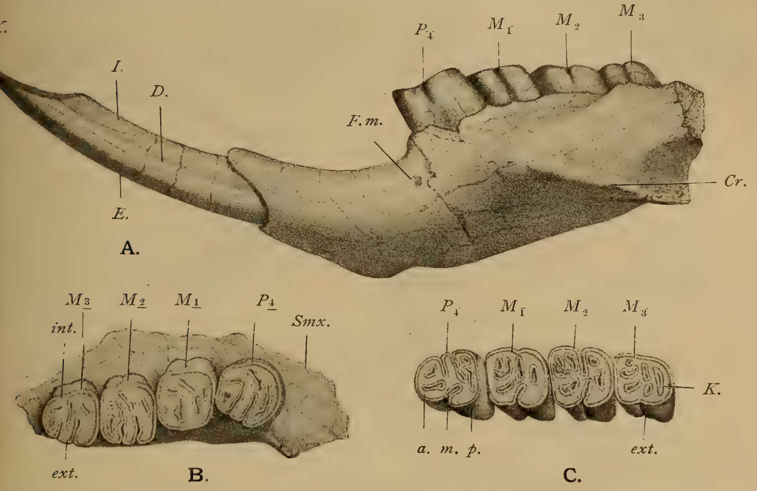


Fig. 113. A Unterkiefer von Hystrix primigenia, Wagner, aus dem Unterpliozän von Pikermi. B Obere, C Untere Backenzähne, von der Kaufläche gesehen. Natürliche Größe. (Nach A. GAUDRY.)

$P_{\underline{4}}$, $M_{\underline{1}}$, $M_{\underline{2}}$, $M_{\underline{3}}$: *4.* Prämolar, *1.—3.* Molar des Oberkiefers. $P_{\overline{4}}$, $M_{\overline{1}}$, $M_{\overline{2}}$, $M_{\overline{3}}$: *4.* Prämolar, *1.—3.* Molar des Unterkiefers. *int.* = Internseite, *ext.* = Externseite des dritten Molaren. *a.*, *m.*, *p.* = vorderer, mittlerer und hinterer Teil der Außenwand des vierten unteren Prämolaren. *I.* = Schneidezahn des Unterkiefers. *K.* = Usurfläche des Schneidezahns und der Molaren. *D.* = Dentin, *E.* = Emailschicht des Schneidezahns. *Smx.* = Supramaxillare. *F. m.* = Foramen mentale. *Cr.* = Kamm als untere Grenze des Masseteransatzes.

und einer kleinen Maus (Acomys Gaudryi, Fig. 114) in den Schichten von Pikermi sichergestellt (1, 7). Wir werden jedoch wohl annehmen dürfen, daß die Nagerfauna der Pikermizeit Griechenlands nicht nur diese beiden Arten umfaßt hat, sondern daß wir die Seltenheit der Nagetierreste in Pikermi wahrscheinlich den für Nager ungünstigen Erhaltungsbedingungen zuzuschreiben haben.



Fig. 114. Unterkiefer und die rechte Backenzahnreihe eines kleinen Muriden, Acomys Gaudryi Dames, aus dem Unterpliozän von Pikermi in Attika. Unterkiefer in natürlicher Größe, die Zähne etwa 5 mal vergrößert. (Nach W. DAMES, 1883, umgezeichnet.)

Zu den berühmtesten Funden von Pikermi gehören die Reste einer Affenart, die der Familie der Hundsaffen oder Cynopitheciden angehört (Mesopithecus pentelicus). Für die Frage nach der Herkunft und Verwandtschaft der Anthropomorphen ist dieser Affe ohne Bedeutung, da er

in seinen osteologischen Merkmalen unverkennbar die bezeichnenden Eigenschaften der Hundsaffen aufweist (Fig. 115) und nur für die

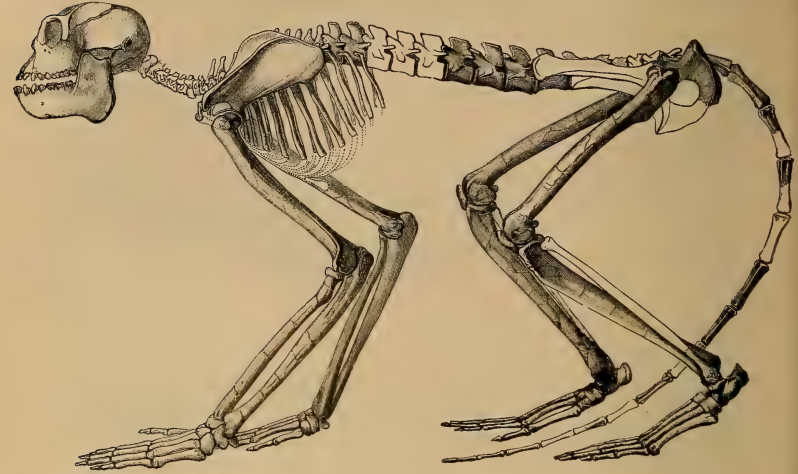


Fig. 115 A. Skelett von Mesopithecus pentelicus Wagner, aus dem Unterpliozän von Pikermi. — Etwa $^1/_3$ der natürlichen Größe. (Nach A. GAUDRY.)



Fig. 115 B. Schädel von Mesopithecus pentelicus Wagner, (♂), aus dem unteren Pliozän von Pikermi in Attika. Natürliche Größe (Nach A. GAUDRY.)

Stammesgeschichte dieser Familie von Wichtigkeit ist. Wahrscheinlich hat er das Felsgebiet des Pentelikon in großen Herden bevölkert; man kennt zahlreiche Schädel (Fig. 116) aus den Schichten von Pikermi und sie sind auffallenderweise meist in mehreren Exemplaren nebeneinander aufgefunden worden. A. GAUDRY fand in einem Tonblock von etwa 1 cbm Inhalt nicht weniger als acht Schädel dieses Affen und auch bei meinen Ausgrabungen konnte ich eine ähnliche lokale Anhäufung von Affenresten beobachten.

Daß ein so reiches Tierleben, wie es uns in den Resten der Tone von Pikermi entgegentritt, Raubtiere und Aasfresser in großer Zahl angelockt hat, geht aus den häufigen Resten verschiedener kleiner und großer Carnivoren in diesen Schichten hervor.

Der gewaltigste Räuber dieser Zeit ist wohl Machairodus cultridens (Fig. 117) gewesen, den man gewöhnlich als den „säbelzähnigen Tiger" bezeichnet. Diese Benennung erweckt freilich die falsche Vorstellung, daß dieses etwa löwengroße Raubtier in die Verwandtschaft der Tiger zu stellen ist; Machairodus gehört jedoch einer mit den echten Katzen oder Felinen nicht enger verwandten Reihe an, die als die Unterfamilie der Machairodontinen von den Felinen scharf zu trennen ist.

Die Machairodontinen und die Felinen bilden selbständige Zweige des großen Stammes der Feliden, die beide auf die Stamm-

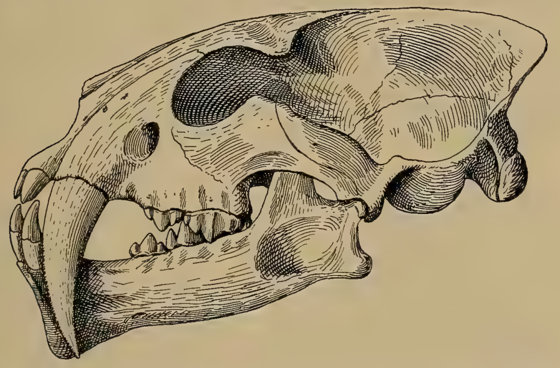


Fig. 116. Machairodus cultridens, Roth et Wagner, aus dem unteren Pliozän Mitteleuropas. Stark verkleinerte Rekonstruktion auf Grundlage verschiedener Originale.

gruppe der Viverravinen zurückgehen, aber frühzeitig selbständige Spezialisationswege eingeschlagen haben. Während bei den Katzen die oberen Eckzähne im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung schrittweise kleiner werden, nehmen sie bei den Säbelzahntigern allmählich an Größe zu; hingegen ist bei den unteren Eckzähnen das umgekehrte Verhältnis zu beobachten (Fig. 117). Diese Vergrößerung der oberen Eckzähne hat schon bei einzelnen Arten aus dem Miozän Europas einen hohen Grad erreicht, ist aber bei Machairodus cultridens aus Pikermi zu einer extremen Höhe gesteigert, die freilich noch immer weit hinter der enormen Eckzahnverlängerung der jüngsten Machairodontinen, wie z. B. Smilodon californicus aus dem Plistozän Californiens oder Smilodon neogaeus aus dem Pampaslöß Argentiniens (Fig. 118) zurückbleibt. Wie

W. D. MATTHEW (24) gezeigt hat, geschah das Schließen der Kiefer bei den Machairodontinen derart, daß der Unterkiefer zuerst weit nach unten und hinten aufgerissen wurde, worauf der Oberkiefer nach unten herabgeschlagen und dadurch die mächtigen oberen Hauer mit ihren messerscharfen Rändern tief in das Opfer eingeschlagen wurden (Fig. 119). Bei den Katzen wird dagegen bei

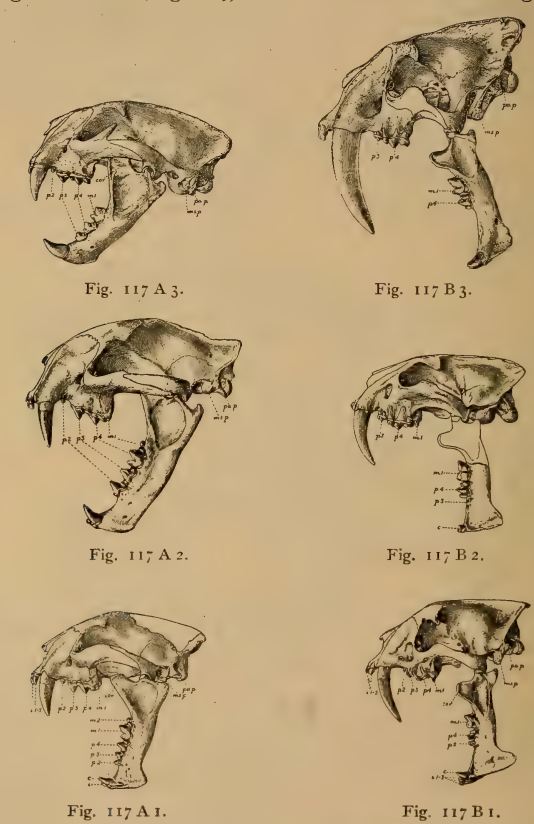


Fig. 117. Die Stammesgeschichte der Felinen und der Machairodontinen.

A Felinae: Linke Reihe, von unten nach oben: 1. Dinictis squalidens, Cope (mittleres Oligozän Nordamerikas: Oreodon Beds, White River, Süd-Dakota, Colorado). — 2. Nimravus gomphodus, Cope (oberes Oligozän Nordamerikas: John Day Beds). — 3. Felis concolor, L., rezent.

B Machairodontinae: Rechte Reihe, von unten nach oben: 1. Hoplophoneus primaevus, Leidy (mittleres Oligozän, White River, Nordamerika). — 2. Machairodus palmidens, Blainv. (Miozän von Sansan, Frankreich). — 3. Smilodon californicus, Matthew (Plistozän, Kalifornien). (Nach W. D. MATTHEW.)

unbeweglich gehaltenem Schädel der nach unten geöffnete Unterkiefer beim Einbeißen in das Beutetier nach oben geschlagen.

In der allgemeinen Körperform hat sich Machairodus wahr-

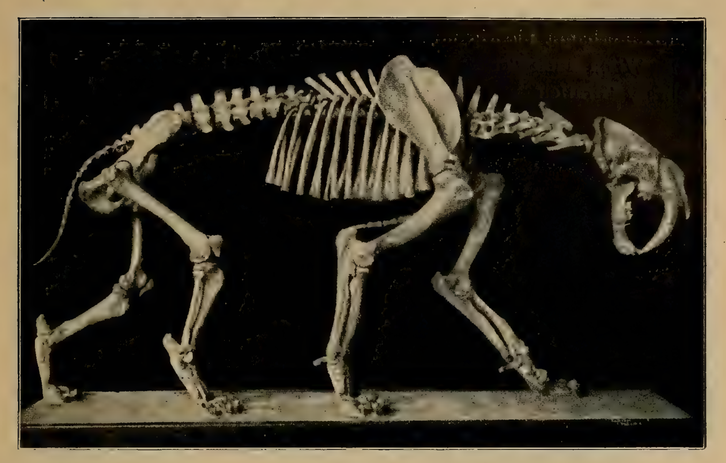


Fig. 118 A.



Fig. 118 B.

Fig. 118. Skelett und Rekonstruktion des Lebensbildes des kurzschwänzigen Smilodon neogaeus aus dem plistozänen Pampaslehm Argentiniens. Das Skelett befindet sich im naturhistorischen Museum zu New York. — Rekonstruktion von CH. R. KNIGHT. (Nach H. F. OSBORN.)

scheinlich am meisten dem lebenden afrikanischen Löwen genähert, war aber von diesem wohl schon äußerlich durch den auffallend kurzen Schwanz verschieden, wie dies aus der Analogie mit Smilo-

don zu erschließen ist. Kleinere Abweichungen im Gesamtbilde des Machairodus im Vergleiche zum afrikanischen Löwen bestehen in der bedeutenderen Höhe des Hinterhauptes sowie in der gespreizten Zehenstellung bei Machairodus (Fig. 120); beim Löwen ist das Hinterhaupt niedrig und die Zehen werden geschlossen gehalten.

Wenn auch dcr afrikanische Löwe hauptsächlich auf Antilopen, Zebras, Giraffen und Wildschweine jagt, so verschmäht er doch

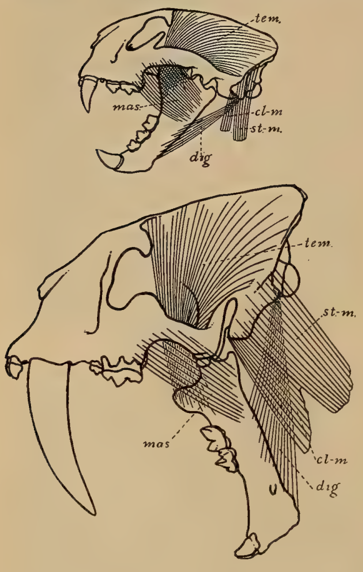


Fig. 119. Die verschiedene Ausbildung der Kiefer- und Nackenmuskulatur bei der Machairodontinengattung Smilodon (untere Figur) und bei der Felinengattung Felis (obere Figur). *Cl. m.* = Musculus cleidomastoideus; *dig.* = Musculus digastricus; *mas.* = Musculus masseter; *st. m.* = Musculus sternomastoideus; *tem.* = Musculus temporalis. — $^1/_6$ der natürlichen Größe. (Nach W. D. MATTHEW.)



Fig. 120. Linke Hand von Machairodus cultridens Kaup, aus dem unteren Pliozän von Pikermi, unvollständig erhalten. — Ungefähr $^3/_8$ der natürlichen Größe. (Nach A. GAUDRY, umgezeichnet.)

keineswegs junge Elefanten und Nashörner, hütet sich aber, alte Elefantenbullen oder Nashornbullen anzugreifen. Auch Machairodus hat wohl eine ähnliche Jagd wie der afrikanische Löwe ausgeübt; die riesigen Herden von Gazellen und Antilopen, Giraffen und Wildschweinen, die in der unteren Pliozänzeit Attika bevölkerten, boten den Räubern reichliche Nahrung. Neben den großen Machairodusarten hat noch eine kleinere, Machairodus Schlosseri, gelebt. Aber auch echte Felinen, die in ihrer Gesamterscheinung dem afrikanischen

Leoparden oder Panther (Felis pardus) sehr ähnlich gewesen sein dürften, sind in den roten Tonen von Pikermi entdeckt worden; unter den verschiedenen Arten ist Felis leiodon (Fig. 125) bisher am besten bekannt (25), während von anderen Arten bisher nur vereinzelte Skelettreste vorliegen, die uns noch kein klares Bild von der systematischen Stellung dieser Katzen ermöglichen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß diese panthergroßen Katzen von Pikermi mit dem heute in Afrika lebenden Leoparden enge verwandtschaftliche Beziehungen besitzen.

Unter den Carnivoren der Pikermischichten sind die verschiedenen Hyänen weitaus am häufigsten, während die Reste der Machairodontinen und echten Felinen zu den größten Seltenheiten gehören. So findet man in einzelnen Knochennestern sehr oft die



Fig. 121. Seitenansicht des Schädels von Hyaena eximia, Roth et Wagner, aus dem Unterpliozän von Pikermi. Ungefähr $^2/_3$ der natürlichen Größe. (Originalphotographie.)

Reste der großen Hyäne (Hyaena eximia) (Fig. 121, 122), wenn es auch vorkommt, daß an anderen Stellen jede Spur dieser Aasjäger fehlt; so haben NEUMAYR und VON TAUSCH bei ihren Ausgrabungen in Pikermi, die zahlreiche Reste zutage förderten, keine Spur von Hyänenknochen oder Zähnen dieser Tiere gefunden. In fast allen Nestern sind dagegen die von Hyänen benagten oder zerbissenen Knochen eine häufige Erscheinung. Auch die Koprolithen, die A. SMITH-WOODWARD in größerer Zahl gefunden hat, dürften von Hyänen herrühren (26).

Die Hyänen sind Nachkommen der Zibethkatzen oder Viverriden. Eine große Zibethkatze, Ictitherium robustum (Fig. 123, 124)

und die nahe verwandten Arten Ictitherium hipparionum und I. d'Orbignyi bilden die Brücke zwischen Viverriden und Hyaeniden; das Gebiß der Ictitherien enthält zwar noch oben und unten je zwei Molaren in jeder Kieferhälfte, ist also noch etwas primitiver als das Gebiß von Lycyaena Chaeretis, Hyaenictis graeca und Hyaena eximia, zeigt aber doch schon ganz unverkennbare Hyänenmerkmale. Der Schädel von Ictitherium ist noch schlanker und länger als der

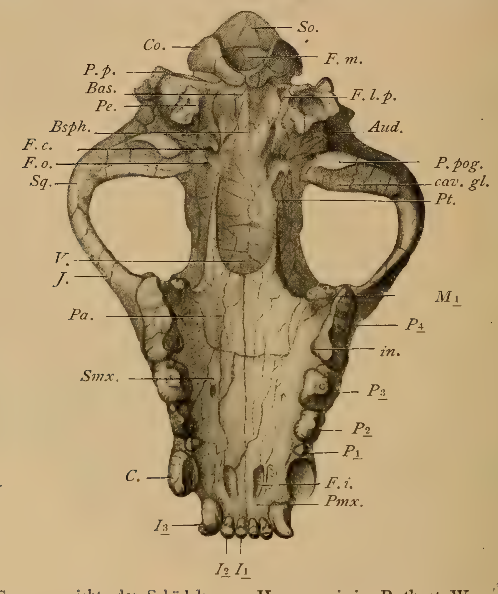


Fig. 122. Gaumenansicht des Schädels von Hyaena eximia, Roth et Wagner, aus dem Unterpliozän von Pikermi. $^1/_6$ der natürlichen Größe. (Nach A. GAUDRY.)

Aud. = Meatus auditorius externus (äußerer Gehörgang). *Bas.* = Basioccipitale. *Bsph.* = Basisphenoid. *C.* = Canin. *cav. gl.* = Cavitas glenoidalis (Gelenkgrube f. d. Unterkiefer). *Co.* = Condylus occipitalis. *F. c.* = Foramen carotidicum. *F. i.* = Foramen incisivum. *F. l. p.* = Foramen lacerum posterius. *F. m.* = Foramen magnum. *F. o.* = Foramen ovale. I_1—I_3 = Inzisiven. *in.* = rudimentärer Innenhöcker des P_4. *J* = Jugale. M_1 = rudimentärer erster Molar. P_1—P_4 = erster bis vierter Prämolar. *Pa.* = Palatinum. *Pe.* = Perioticum. *Pmx.* = Praemaxillare. *P. pog.* = Processus postglenoidalis. *P. p.* = Processus paroccipitalis. *Pt.* = Pterygoid. *Smx.* = Supramaxillare. *So.* = Supraoccipitale. *Sq.* = Squamosum. *V.* = Vomer.

der Hyänen und erweist sich auch in dieser Hinsicht als primitiver. Die Lebensgewohnheiten der Ictitherien sind aber wahrscheinlich schon dieselben wie die ihrer Nachkommen, der echten Hyänen, gewesen; es waren wohl auch scheue, feige, nächtliche Räuber, die sich vorwiegend von gefallenen Tieren oder von den Resten der Mahlzeiten der großen Machairodonten und Felinen nährten, aber

wahrscheinlich nur selten auf lebende Tiere jagten. So wie die Hyänen heute eines der bezeichnendsten Elemente der afrikanischen Fauna bilden, die in ihrer Gesamtheit mit der Pikermifauna eine so große Ähnlichkeit aufweist, so werden wir uns auch die Pikermihyänen als eines der bezeichnendsten Elemente der Pikermifauna vorzustellen haben.

Hyaenictis graeca nimmt durch den schlankeren Bau der Zähne und durch das Vorhandensein eines freilich nur mehr sehr kleinen und hinfälligen oberen zweiten Molaren eine Zwischenstellung zwischen Ictitherium und Hyaena ein, bei der auch dieser rudimentäre zweite obere Molar bereits gänzlich verloren gegangen ist und die Zähne einen hohen Grad von Stärke und Plumpheit erlangt haben, der zu den schlanken und zarten Zähnen der Ictitherien in scharfem Gegensatz steht.

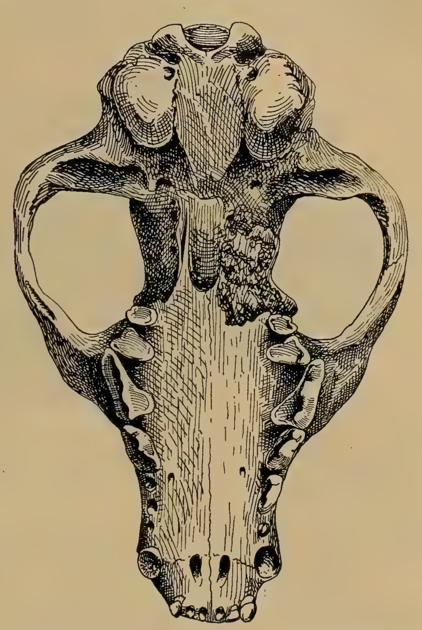


Fig. 123. Schädel von Ictitherium robustum Gaudry, von der Gaumenseite gesehen. — Unterpliozän von Pikermi. — $^2/_3$ der natürlichen Größe. (Nach A. GAUDRY, umgezeichnet.)

Zu beachten ist vor allem die noch nicht so weit wie bei Hyaena (Fig. 122) vorgeschrittene Reduktion der Molaren; bei Ictitherium sind noch M_1 und M_2, bei Hyaena nur mehr M_1 und auch dieser nur mehr in sehr verkümmertem Zustande vorhanden.

Von größeren Raubtieren ist aus den Schichten von Pikermi noch als Vertreter der Bären Hyaenarctos atticus, ein Vorläufer und Ahne der echten Bären, zu erwähnen, der ein Faunenelement darstellt, das den übrigen Elementen der Pikermifauna bei ihrer Wanderung nach dem Inneren des afrikanischen Kontinentes nicht gefolgt zu sein scheint, da mit Ausnahme des übrigens noch fraglichen Auftretens des Braunen Bären (Ursus arctos) im Atlas die Bären heute in Afrika fehlen und auch keine Anzeichen für ihre ehemalige Anwesenheit in Afrika vorliegen. Ein zweites, in seinem allgemeinen Aussehen wohl bärenähnliches Raubtier der Pikermifauna war Simocyon primigenius R. et W. (= Metarctos, Gaudry), der aber wahrscheinlich nicht wie

Hyaenarctos eine gemischte Kost, sondern reine Fleischkost zu sich genommen haben dürfte. Früher ist Simocyon (Fig. 126) zu den Ursiden gestellt worden, aber genauere Vergleiche haben später gezeigt, daß er den erloschenen Amphicyoninen, einer Unterfamilie der Caniden, einzureihen ist. Sein Habitus hat vielleicht am ehesten einem Schakal geähnelt, doch ist Simocyon bedeutend größer gewesen.



Fig. 124. Schädel und Unterkiefer von Ictitherium d'Orbignyi, Gaudry, schräge von unten gesehen. Zwischen die Hinterenden der Unterkieferäste und der Schädelbasis ist ein Unterkieferfragment von Gazella brevicornis Roth et Wagn. eingeklemmt. — $^2/_3$ natürliche Größe. — Pikermi. — Original im Paläobiologischen Lehrapparate der Wiener Universität.

Von Schakalen selbst ist in Pikermi ebensowenig wie an anderen Fundstellen der Pikermifauna bis jetzt eine Spur gefunden worden.

Unter den kleineren Raubtieren beansprucht das größte Interesse eine Art, die bei den Ausgrabungen der ersten Wiener Expedition

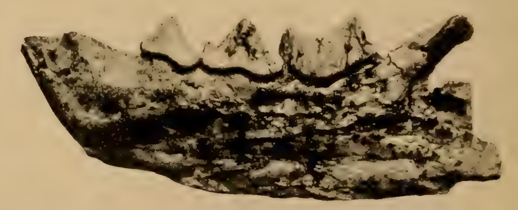


Fig. 125. Unterkiefer von Felis leiodon, Weithofer, in natürlicher Größe. — Unterpliozän von Pikermi. — Original im Paläobiologischen Lehrapparate der Wiener Universität.

unter Neumayr entdeckt und von Weithofer (25) beschrieben wurde. Das Skelett lag zwischen den beiden Ästen eines Unterkiefers von Hipparion und ist durch diese so weit geschützt worden, daß es zum größten Teile erhalten geblieben ist. Weithofer hat dieses Raubtier unter dem Namen Mustela palaeattica beschrieben und durch

diese Namengebung die nahen Beziehungen zu den Mardern angedeutet. SCHLOSSER hat später darauf hingewiesen, daß diese Form eher in die Verwandtschaft der Dachse zu gehören scheint, weil der erste Molar die für die Melinen bezeichnende starke Verbreiterung aufweist und ZITTEL hat sich dieser Auffassung angeschlossen;



Fig. 126. Unterkiefer von Simocyon primigenius, Roth et Wagner, aus dem Unterpliozän von Pikermi, in $^2/_3$ natürlicher Größe. (Nach A. GAUDRY, umgezeichnet.)

später hat sich FORSYTH-MAJOR anläßlich der Untersuchung eines gut erhaltenen Schädels von derselben Fundstelle neuerdings mit der Frage nach der systematischen Stellung von Mustela palaeattica beschäftigt (27) und gelangte zu dem Ergebnisse, daß dieses Raubtier doch eher zu den Mardern als zu den Dachsen gestellt werden



Fig. 127. Schädel eines mit den Stinktieren verwandten Musteliden (Promephitis Larteti, Gaudry), stark verdrückt und unvollständig erhalten. — Natürliche Größe. — Unterpliozän von Pikermi. (Nach A. GAUDRY.)

müsse. Die starke Verbreiterung des ersten Molaren dürfte bei der Entscheidung dieser Streitfrage wohl für die Dachsnatur der fraglichen Art sprechen. In Promephitis Larteti (Fig. 127) liegt jedoch

ein sicherer Vertreter der Stinktiere und somit ein Verwandter der Dachse vor. Ein echter Marder, Mustela Pentelici (Fig. 128) vervollständigt das einstweilen noch sehr dürftige Bild von der Fauna der kleineren Raubtiere, die in der unteren Pliozänzeit wohl in größerer Zahl Attika bevölkert haben dürften, als aus ihren bisher überaus seltenen Resten in den Tonen von Pikermi geschlossen werden kann.

Wir werden auch trotz des fast vollständigen Fehlens der Vogelreste in den Schichten von Pikermi annehmen müssen, daß ebenso wie heute in der Massaisteppe und in den anderen Gebieten, welche die Nachkommen der Pikermifauna bewohnen, auch in Attika während der unteren Pliozänzeit ein reiches Vogelleben herrschte. Bis jetzt kennen wir außer einigen noch der näheren Untersuchung und Bestimmung harrenden Resten, die ich im Jahre 1912 in Pikermi ausgrub, Wirbeln und Gliedmaßenresten eines Kranichs

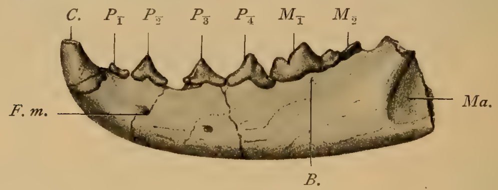


Fig. 128. Unterkiefer von Mustela Pentelici, Gaudry, aus dem Unterpliozän von Pikermi Natürliche Größe. (Nach A. GAUDRY.)

C. = Canin (Eckzahn), $P_{\bar{1}}$, $P_{\bar{2}}$, $P_{\bar{3}}$, $P_{\bar{4}}$ = Prämolaren, $M_{\bar{1}}$, $M_{\bar{2}}$ = Molaren, von denen der erste als untere Hälfte der Brechschere (*B*) funktioniert. — *Ma.* = Massetergrube. *F. m.* = Foramen mentale.

(Grus Pentelici), dem Fußknochen eines hühnerartigen Vogels („Gallus“ Aesculapii) und einigen einstweilen in die Nähe der Fasane gestellten Schädel- und Gliedmaßenresten eines dritten Vogeltyps „Phasianus“ Archiaci) keine anderen Vertreter der Ornis von Attika aus der unteren Pliozänzeit. Trotzdem werden wir jedoch annehmen dürfen, daß schon damals Geier über den Resten der von den Machairodonten zerrissenen Huftiere gekreist sind und ihr Mahl an den faulenden, von Verwesungsgasen trommelförmig aufgetriebenen Kadavern gehalten haben. Daß die sumpfigeren Stellen der Steppe von großen Scharen verschiedener Sumpfvögel und Wasservögel bevölkert waren, kann ebenfalls als sicher gelten. Wenn wir uns das Lebensbild der Pikermifauna zu rekonstruieren versuchen, dürfen jedenfalls auch die von Samos bekannten Strauße nicht fehlen.

Von kleineren Reptilien sind nur Reste einer Landschildkröte (Testudo marmorum) sowie Reste eines Varans (Varanus marathonensis) in den Tonen von Pikermi gefunden worden. Die Er-

haltungsbedingungen für kleinere Eidechsen, Schlangen usw. waren nicht sehr günstig und dieser Umstand erklärt wohl auch das Fehlen von Resten dieser Tiere.

Immerhin liefern uns die bisher aus den Schichten von Pikermi bekannten Wirbeltierreste eine genügend breite Grundlage, um auf ihr ein Lebensbild dieser Gegend und Zeit aufzubauen. —

Die Gebirgszüge des Pentelikon und des Hymettos sind schon in der oberen Tertiärzeit aufgerichtet gewesen und wenn sie auch höher gewesen sein müssen als heute, da sie durch Verwitterung und Erosion erniedrigt und zerfurcht sind, so werden die Gesamtumrisse der Höhenzüge in den Hauptlinien von denen der Gegenwart kaum sehr verschieden gewesen sein. Das Tal des Megalorhevma ist jedenfalls sehr alt und schon im unteren Pliozän sind längs derselben Furche, die freilich seither viel tiefer geworden ist, nach schweren Gewitterregen große Wassermassen herabgestürzt. Da und dort haben sich aber wahrscheinlich am Abhange des Pentelikon und beim Eintritt des Megalorhevma in die Niederungen größere Sümpfe ausgedehnt; heute ist das Vorland des Pentelikon bedeutend höher über dem Niveau des Megalorhevma gelegen als in der unteren Pliozänzeit, weil seither gewaltige Mengen von Rotschlamm und Schotter über die damalige Landfläche ausgebreitet worden sind. Wir dürfen uns nicht vorstellen, daß die Buschsteppe, in der sich die Herden von Antilopen, Gazellen, Giraffen, Pferden und Schweinen aufhielten und in der die Mastodonten, Nashörner, Chalicotherien und die vielen anderen Elemente der Pikermifauna lebten, ebenso dürr und nur von einer Phryganaheide bedeckt war wie heute. Überhaupt wäre es ein Fehler, das Klima der Pikermizeit für sehr trocken zu halten. Freilich herrschte in der unteren Pliozänzeit in den überwiegenden Teilen Mitteleuropas nicht mehr das feuchte, warmozeanische Klima der Miozänzeit, aber wir müssen uns davor hüten, für diese Gebiete ein allzutrockenes Klima anzunehmen; jedenfalls ist es viel feuchter und auch gewiß wärmer gewesen als heute in denselben Gegenden. Wir werden uns das Klima und die Vegetation etwa ebenso vorzustellen haben, wie in der heutigen Massaisteppe, die in ihrem Gesamtcharakter die beste Vorstellung von der Landschaft und Tierwelt der unteren Pliozänzeit Griechenlands gewährt, wenn auch in der Vegetation mediterrane Elemente vorgeherrscht haben werden, die der afrikanischen Buschsteppe fehlen.

Man könnte erwarten, daß sich die aus Pikermi bekannt gewordene Fauna über ein weites Gebiet ausgedehnt hat, da verschiedene Elemente derselben aus weit voneinander entfernten Gebieten Europas und Asiens bekannt geworden sind und für die

Einheitlichkeit der Pikermifauna in Eurasien zu sprechen scheinen. Die Untersuchungen der gleichalterigen Fauna, die in den Schichten der Insel Samos aufgefunden worden ist, hat dagegen das überraschende Ergebnis gebracht, daß zwar der Gesamtcharakter der Fauna in Samos derselbe ist wie in Pikermi, daß aber viele typische Vertreter der Pikermifauna fehlen und durch andere Elemente ersetzt erscheinen. Wir wollen die Fauna von Samos mit jener von Pikermi etwas eingehender vergleichen; aus diesem Vergleiche ergeben sich beachtenswerte Schlußfolgerungen in tiergeographischer Hinsicht, die uns auch zur Warnung dienen werden, die aus der



Fig. 129. Fundstelle der fossilen Säugetierreste bei Andriano auf der Insel Samos. — Photographie, aufgenommen von TH. KORMOS 1911.

Untersuchung einer lokalen Fauna abgeleiteten Schlüsse auf benachbarte Gebiete ohne Einschränkungen zu übertragen.

Schon im Altertume war das Vorkommen von Knochenresten in den Schichten der Insel Samos bekannt. Die mythologischen Vorstellungen, welche die Gedankenwelt der alten Griechen beherrschten, führten zu einer merkwürdigen Deutung dieser Reste; man erblickte in ihnen die Spuren der Amazonen oder Neaden, wie denn überhaupt die Funde fossiler Wirbeltiere fast durchaus von den Alten mit den Vorstellungen von mythologischen Personen, Riesen und Titanen in Verbindung gebracht wurden. So gehen wohl auch die in der Odyssee geschilderten Zyklopen und die sagenhafte Ge-

stalt des einäugigen Riesen Polyphem, wie ich vor einigen Jahren darzulegen versucht habe (28), auf die Funde von Schädelresten von Zwergelefanten in den Knochenhöhlen der sizilianischen Küste zurück und hier hat wahrscheinlich die eigentümliche Lage und Gestalt des Nasenloches auf der Stirne des dem Schiffahrer der mykenischen Zeit noch unbekannten Elefanten zu der Vorstellung eines einäugigen, riesenhaften Menschen geführt.

Durch die Untersuchungen von FORSYTH MAJOR (22, 27, 29) und SCHLOSSER (6) sind wir über die wichtigsten Arten der Samosfauna ziemlich gut unterrichtet. Das Hauptelement der Fauna bildet ebenso wie in Pikermi das Hipparion mit zwei Arten, Hipparion mediterraneum und Hipparion minus. Alle bisherigen Bearbeiter der Fauna stimmen darin überein, daß sie mit der aus Pikermi bekannten gleichalterig ist, da sie nicht nur dieselben Hipparionarten, sondern noch eine weitere Zahl identer Arten enthält. Der allgemeine Charakter der Fauna von Samos ergibt sich aus der Faunenliste des Fundortes Andriano (Fig. 129), die folgende Arten enthält:

Fledermäuse:
eine nicht näher bestimmbare Art.
Raubtiere:
Machairodus spec.
Felis neas.
Hyaena hipparionum.
Lycyaena Chaeretis.
Ictitherium hipparionum.
Ictitherium robustum.
Ictitherium d'Orbignyi.
Meles maraghanus.
Mustela palaeattica.
Promephitis Larteti.
Nagetiere:
Acomys Gaudryi.
Erdferkel:
Orycteropus Gaudryi.
Huftiere:
Mastodon Pentelici.
Dinotherium spec.
Diceros pachygnathus.
Ceratorhinus Schleiermacheri.
Hipparion mediterraneum.
Hipparion minus.
Chalicotherium Pentelici.
Samotherium Boissieri.
Palaeotragus Roueni.
Ein großer Ruminantier.
Helladotherium Duvernoyi.
Dicroceros Pentelici.
Criotherium argaloides.
Palaeoryx Pallasi.
Palaeoryx rotundicornis.
Palaeoryx aff. parvidens.
Protoryx Carolinae.
Protoryx longiceps.
Protoryx Gaudryi.
Protoryx Hippolyte.
Tragoceros Amalthea.
Tragoceros Valenciennesi.
Helicophora rotundicornis.
Palaeoreas Lindermayeri.
Gazella deperdita.

Durch die Untersuchungen M. SCHLOSSERs hat sich ergeben, daß die in Samos gefundenen Reste aus vier petrographisch deutlich unterscheidbaren Schichten stammen. Die erste Schicht ist ein weiß-

licher oder gelber Kalk, der kleine Teile vulkanischen Gesteinmateriales enthält und wahrscheinlich in einem oder in mehreren größeren Becken unter Wasser abgelagert wurde. In diesen Schichten sind ganze Skelette bisher nicht gefunden worden, aber gut erhaltene Schädel sind häufig. Die Reste der verschiedenen Arten liegen in wirrer Vermengung durcheinander.

Die zweite fossilführende Schicht der Insel Samos ist ein weicher, brauner, vulkanischer Tuff, der viele weiße oder grüne, stark zersetzte Brocken vulkanischer Gesteine enthält, die zwischen der Größe einer Erbse und einer Haselnuß schwanken. Auch hier liegen nach M. SCHLOSSER die Reste der Säugetiere in buntem Durcheinander, aber es kommen in diesen Schichten doch dann und wann auch größere Partien eines Skelettes noch im ursprünglichen Zusammenhange vor.

Die dritte fossilführende Schicht des Unterpliozäns von Samos ist ein gelbbrauner oder rötlicher, weicher, zuweilen schlämmbarer Ton, der mit den vulkanischen Tuffen in Wechsellagerung steht und dieselben entweder unterlagert oder überdeckt. Zuweilen kann man beobachten, daß die eine Hälfte eines Schädels im Tuff eingebettet ist, während die andere Hälfte vom Ton umhüllt wird. Es geht daraus hervor, daß die Aufschüttung des Gesteinsmateriales keinesfalls sehr lange Zeiträume in Anspruch genommen haben kann, sondern, wenigstens in diesen Fällen, sehr rasch erfolgt sein muß.

Die Knochenreste aus der vierten Schicht, einem grauen, harten Ton, sind durch ihre gute Erhaltung gekennzeichnet. Die Schädel sind meist trefflich erhalten und nur bei den Antilopenschädeln ist meist die Gesichtspartie abgebrochen, jedenfalls schon vor der Fossilisation an der heutigen Fundstelle.

Die Zusammensetzung der Faunen in diesen vier verschiedenen Schichten des unteren Pliozäns von Samos ist nach MAX SCHLOSSER (6) folgende:

I. Fauna des weißen oder gelben Süßwasserkalkes:

Hyaena spec.
Mastodon Pentelici.
Aceratherium samium.
Diceros pachygnathus.
Ceratorhinus aff. Schleiermacheri.
Chalicotherium Pentelici.
Pliohyrax graecus.
Hipparion mediterraneum.
Camelopardalis attica.
Camelopardalis parva.
Pseudotragus capricornis.
Pseudotragus spec.?
Sus cfr. erymanthius.

II. Fauna der vulkanischen Tuffe:

Hyaena eximia.	Criotherium argaloides.
Mastodon Pentelici.	Prodamaliscus gracilidens.
Diceros pachygnathus.	Palaeoryx ingens.
Hipparion mediterraneum.	Palaeoryx Stützeli.
Camelopardalis parva.	Protragelaphus Zitteli.
? Palaeotragus Roueni.	Tragoreas oryxoides.
Samotherium Boissieri.	Gazella Gaudryi.

III. Fauna der weichen, braunen und rötlichen Tone:

Aceratherium Schlosseri.	Protoryx spec.
Ceratorhinus aff. Schleiermacheri.	Protoryx Hentscheli.
Hipparion mediterraneum.	Tragoceros Amalthea var. parvidens.
Hipparion minus.	Tragoceros rugosifrons.
Prodamaliscus gracilidens.	Tragoceros spec.
Protragelaphus Zitteli.	Tachytragus crassicornis.
Palaeoryx Stützeli.	Gazella spec.
Palaeoryx ingens.	Oioceros proaries.
Tragoreas oryxoides.	

IV. Fauna der harten grauen Tone:

Palhyaena hipparionum.	Camelopardalis parva.
Hyaena eximia.	Protragelaphus Zitteli.
Orycteropus Majori.	Palaeoryx Majori.
Hipparion mediterraneum.	Protoryx Carolinae.
Aceratherium Schlosseri.	Protoryx cfr. Carolinae.
Diceros pachygnathus.	Gazella Gaudryi.
Samotherium spec. (größere Art als in den Tuffen).	Gazella spec.
	Oioceros proaries.

Die Unterschiede der Zusammensetzung der Faunen in den vier verschiedenen Schichten von Samos sind sehr augenfällig. Aber auch innerhalb der einzelnen Schichten wechselt die Zusammensetzung der Fauna, wie die Aufsammlungen aus verschiedener Zeit und durch verschiedene Sammler ergeben haben. Dies gilt besonders für die braunen Tuffe und die gelben und roten Tone. Trotzdem ist wohl M. Schlosser vollkommen im Rechte, wenn er die Fauna der vier petrographisch und faunistisch unterscheidbaren Schichten als gleichalterig ansieht und die abweichende Zusammensetzung der Faunen in den vier Schichten als eine Folge lokaler Umstände betrachtet, die keinen Schluß auf einen chronologischen Wechsel der Samosfauna gestatten.

Die Umstände, unter denen die Knochenreste der Samosfauna in die Süßwasserkalke, Tone und Tuffe eingebettet worden sind, scheinen zum Teile anderer Art als jene bei Pikermi gewesen zu sein. Die fossilen Säugetiere der Tertiärschichten von Samos liegen in zwei größeren Becken der bergigen Insel; das eine Becken befindet sich östlich vom Berge Karvuni und enthält die berühmte Fundstelle von Mytilini, das zweite Becken breitet sich westlich vom Karvunigebirge aus. Das Bergland von Samos bildete in der unteren Pliozänzeit einen Teil des damals noch nicht in einzelne Horste zerstückten ägäischen Festlandes, das erst in der Eiszeit durch die tiefeinschneidenden tektonischen Veränderungen im Gebiete des ägäischen Meeres zerbrach und zum größten Teile in die Tiefe des heutigen ägäischen Meeres versank. Gleichwohl ist die Verschiedenheit der Fauna von Samos und jener von Pikermi trotz vieler übereinstimmender Züge zu auffallend, um nicht die Vermutung auftauchen zu lassen, daß schon damals zwischen Samos und Attika eine tiergeographische Grenze bestand, die vielleicht durch einen größeren Flußlauf bedingt war. Die Antilopenfauna von Samos enthält eine große Zahl von Arten, die in der reichen und heute doch schon ziemlich genau bekannten Fauna von Pikermi gänzlich fehlen. Dagegen bestehen, wie SCHLOSSER (1904) hervorhob, unverkennbare Beziehungen zwischen der Fauna von Samos und der der östlicheren Gebiete, in denen die Reste der Hipparionenfauna des unteren Pliozäns gefunden worden sind. Die bisher nur aus Samos bekannten Antilopenarten sind folgende:

Criotherium argaloides.
Prodamaliscus gracilidens.
Protragelaphus Zitteli.
Tragoreas oryxoides.
Palaeoryx Majori.
Palaeoryx Stützeli.
Palaeoryx ingens.
Protoryx Carolinae.
Protoryx Hentscheli.
Pseudotragus capricornis.
Pachytragus crassicornis.
Tragoceros rugosifrons.
Gazella Gaudryi.
? Oioceros proaries.

Dazu kommen noch einige andere Arten wie Aceratherium samium, A. Schlosseri, A. Wegneri usw., während das früher nur aus Samos bekannte Samotherium auch in Pikermi aufgefunden wurde.

SCHLOSSER hat (6) die Meinung ausgesprochen, daß die engen Beziehungen zwischen der Fauna von Samos und der Fauna von Maragha in Persien dadurch zu erklären sein dürften, daß bei der Wanderung nach Westen einzelne Elemente der asiatischen Hipparionenfauna zwar noch Samos, aber nicht mehr Pikermi und die übrigen europäischen Fundstellen der unterpliozänen Säugetierfauna erreicht haben. Diese Grenze für die Auswandererwelle der Hip-

parionenfauna könnte vielleicht darin zu suchen sein, daß das damalige ägäische Festland von einem nordsüdlich verlaufenden Strom durchschnitten war, welcher der Wanderung der Antilopen ein unüberschreitbares Hindernis in den Weg gelegt hat. Freilich sind wir bei der Lösung dieses Problems einstweilen nur auf Mutmaßungen von schwankender Grundlage angewiesen und müssen die Entscheidung dieser Frage auf eine Zeit verschieben, in der die Geologie der ägäischen Inseln besser bekannt sein wird, als dies heute der Fall ist.

Hingegen läßt sich aus der Art der Lagerungsverhältnisse und den Umständen der Einbettung der Fossilreste in die verschiedenen Schichten der Insel Samos bereits ein klareres Bild gewinnen.

Da ein großer Teil der fossilen Säugetiere von Samos in Schichten gefunden worden ist, die vulkanischen Aschenfällen ihre Entstehung verdanken, so darf die Frage aufgeworfen werden, ob nicht diese Ausbrüche der Vulkane an dem Untergange der Säugetiere von Samos einen wesentlichen Anteil haben.

Wir werden bei Besprechung der Säugetierwelt aus dem mittleren Eozän Nordamerikas, die in den vulkanischen Tuffen der Bridgerformation begraben liegt, ein Beispiel für eine Vernichtung der Großtierwelt eines Gebietes durch Eruptionen in großem Maßstabe kennen lernen. Die Katastrophe von Pompeji zeigt in kleinem Maßstabe die Vorgänge, die sich bei derartigen plötzlich auftretenden vulkanischen Ausbrüchen abspielen und die im Laufe der Erdgeschichte wiederholt zu einer Vernichtung der Fauna auf kleinerem oder größerem Gebiete geführt haben.

Indessen werden wir nicht übersehen dürfen, daß bei einer plötzlichen Vernichtung einer Fauna durch ausgedehnte und mächtige Aschenfälle, vermischt mit dem Auswurfe großen Massen von Rapilli und Bomben, die durch solche Katastrophen getöteten Tiere nicht in ihre einzelnen Skelettelemente zerrissen sein können, sondern daß ihre Skeletteile noch in ihrem ursprünglichen Verbande gefunden werden müssen, wenn die durch die Aschenfälle getöteten Tiere an jenen Stellen fossil geworden sind, an denen sie verendeten. Nun finden wir aber in den vulkanischen Tuffen von Samos nur äußerst selten vollständigere Skelette, und wenn dies auch vielleicht zum Teile durch mangelnde Vorsicht bei den Ausgrabungsarbeiten zu erklären ist, so ist doch das Vorherrschen einzelner Skeletteile, wie z. B. der Schädel, sehr auffallend. Es muß also angenommen werden, daß nach dem Tode der Tiere eine Umlagerung der Reste und eine Sichtung des Skelettmateriales stattgefunden hat. Dies wäre vielleicht am einfachsten durch die Annahme zu erklären, daß zwar ein

Großteil der Fauna durch vulkanische Aschenfälle getötet wurde, daß aber die Einbettung in die Tuffe, in denen ihre Reste heute liegen, durch Schlammströme stattgefunden hat, die erst dann einsetzten, als die Verwesung der Leichen schon so weit vorgeschritten war, daß eine Sonderung der einzelnen Skeletteile durch den Transport in den Schlammströmen ermöglicht werden konnte. Dies würde die unverhältnismäßig große Zahl der festeren und widerstandsfähigeren Knochen und die Zerstörung der zarteren Skelettelemente, wie der Wirbel usw., erklären, wenn diese Auslese nicht doch eine Folge ungenügender Vorsicht bei der Ausgrabung der Reste sein sollte.

Anhäufungen von Wirbeltierresten in einzelnen Schichten sind eine Erscheinung, die unter normalen Umständen nur selten erfolgen kann. Unter den verschiedenen Ursachen des gehäuften Vorkommens von Wirbeltierresten spielen katastrophale Vorgänge, wie ich in meiner „Paläobiologie der Wirbeltiere" auseinandergesetzt habe, die größte Rolle. Nur in wenigen Fällen kommt es auch ohne Katastrophen zu einer solchen Anhäufung, wie z. B. in den mit quartären Resten angefüllten Höhlen aus den ehemaligen Wohnstätten höhlenbewohnender Tiere oder bei der Anhäufung von Meerestieren in Buchten, in welche Meeresströmungen von weither Kadaver zusammentragen; solche Beispiele sind in der Gegenwart die Bucht von Biscaya und in der oberen Tertiärzeit der Walfriedhof von Antwerpen. Auch normale Sterbeplätze bergen häufig große Mengen von Tierresten, ebenso Freßplätze an Oasen. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle kommt jedoch eine Anhäufung von Wirbeltierresten auf enge begrenztem Raume nur durch katastrophale Vorgänge zustande. An solche Katastrophen werden wir wohl auch bei den Anhäufungen von Knochenfunden in den Schichten von Samos zu denken haben, die eine außerordentliche Fülle von Resten der Hipparionenfauna bergen. Ganz besonders aber gelten diese Erwägungen für die Knochennester der Schichten von Pikermi, deren Entstehung ich vor einigen Jahren zum Gegenstande einer besonderen Untersuchung gemacht habe (3).

Die Knochenreste, die bisher aus den roten Tonen am Ufer des Megalorhevma bei Pikermi ausgegraben worden sind, zählen nach vielen tausenden von Exemplaren. Dieses haufenweise Vorkommen der Wirbeltiere in den Schichten von Pikermi hat naturgemäß schon früh die Aufmerksamkeit auf sich gezogen; wir werden auf die wahrscheinliche Lösung des Rätsels später zurückkommen.

Das Muttergestein der Knochenreste ist ein dunkelroter Lehm, dessen petrographische Untersuchung, die kürzlich durch Professor Graf Leiningen in Wien ausgeführt worden ist, die vollkommene

Übereinstimmung mit der Terra rossa der Karstländer ergeben hat (30). Die Knochen liegen in einzelnen Nestern in ganz verschiedenen Horizonten im roten Lehm; in diesen Nestern liegen sie



Fig. 130. Block des roten, knochenführenden unterpliozänen Tones von Pikermi in Attika. In der Mitte des Blockes ein Schädel von Hipparion neben vielen anderen Resten von Hipparion, in der rechten unteren Ecke ein Schädel von Gazella brevicornis und darüber die Extremität eines kleinen Carnivoren. — Original im Britischen Museum in London. (Nach A. SMITH WOODWARD.)

so dicht gepackt und verkeilt (Fig. 130, 131), daß das eine Horn eines dicht an einem Hipparionschädel liegenden Gazellenschädels

in den Hirnhöhlenraum des ersteren eingekeilt ist oder Wirbel von Antilopen mit Zähnen von Nashörnern, Gliedmaßenresten des dreizehigen Pferdes, Kieferfragmenten großer Schweine, Händchen von Affen, Beckenknochen von Vögeln usw. wirr vermengt sind. A. Smith



Fig. 131. Gegenseite des Blockes Fig. 130. In der Mitte eine gut erhaltene Extremität von Hipparion mit Einschluß der Seitenzehen, aber alle übrigen auf der Platte liegenden Reste stark durcheinandergeworfen. Die Mehrzahl der Knochen gehört zu Hipparion und zu verschiedenen Antilopen, unten sind einige Vogelknochen sichtbar. (Nach A. Smith Woodward.)

Woodward hat über die Lagerungsverhältnisse der Knochen bei Pikermi eine eingehendere Schilderung gegeben (26), die ich im folgenden wiedergebe:

„Die Pikermiformation ist bereits von Professor GAUDRY gut beschrieben worden. Sie besteht im wesentlichen aus einem roten Mergel, der mit Linsen von Geröllen und gelegentlich mit Linsen gelben Sandes abwechselt. Manche Geröllagen sind zu hartem Konglomerat verfestigt. Das Material scheint vom Pentelikongebirge, welches das benachbarte Hochland bildet, zu stammen, der Mergel selbst scheint der Detritus eines Marmors oder eines anderen kalkigen Gesteins zu sein. Die Formation besitzt in Attica eine große Ausdehnung und ist nur deswegen bei Pikermi besonders aufgefallen, weil ein Fluß einen tiefen Einriß in die Schichten gegraben und auf diese Weise einen schönen Aufschluß derselben hergestellt hat. . .

„Wie schon Professor GAUDRY beobachtete, liegen die Knochenreste bei Pikermi in zwei getrennten Horizonten; die des unteren sind weniger zerbrechlich und besser erhalten als jene des oberen Lagers. In zwei unserer neuen Gruben wurde der obere Horizont gut aufgeschlossen und war durch eine fast fossilleere Mergelschicht von 30 bis 45 cm Mächtigkeit in zwei getrennte Lager geteilt. Die morsche Beschaffenheit der Knochen ist zum Teil dadurch bedingt, daß sie einst bis zur Oberfläche oder nahe an dieselbe reichten und durch den heutigen Fluß erodiert wurden, bevor sie von demselben mit einer Schotterlage von drei oder vier Metern Dicke überschüttet wurden, welche sie nunmehr schützt. Die Knochen sind auch durch Baumwurzelfasern zersprengt. Der unterste Horizont liegt in einer Tiefe von ein bis zwei Metern unter dem oberen und ist auf diese Weise dem zerstörenden Einfluß der an der Oberfläche arbeitenden Faktoren entrückt. Ebenso wie jeder der beiden oberen Knochenhorizonte ist er selten mehr als 30 cm dick; der hangende und liegende Mergel enthält beinahe keine Knochen, selten mehr als Bruchstücke, ist aber voll von Land- und Süßwasserkonchylien. Die tiefsten Gruben unter der tiefsten Knochenschicht reichten bis dreieinhalb Meter hinab und enthielten überall Knochenfragmente und Konchylien. In keiner Schicht wurden Pflanzenreste beobachtet.

„Soweit sich aus den bisherigen neuen Aufschlüssen entnehmen läßt, sind die drei Knochenlager von Pikermi gleichartig entstanden und enthalten dieselben Säugetierarten. Die Knochen sind zu einer unentwirrbaren Masse gehäuft und oft mit vereinzelten Geröllen vermengt. Große und kleine Knochen, gute Exemplare und zersplitterte Fragmente liegen dicht beisammen; aber die kleinen Knochen sind am zahlreichsten an der Basis des Knochenlagers. Mehrere Exemplare von annähernd gleicher Größe und Gestalt liegen häufig in Gruppen beisammen, als ob sie von fließendem Wasser sortiert worden wären. Beispielsweise wurden in einem Falle die zerstreuten Reste vieler Gazellen beisammengefunden; an einer anderen Stelle

lagen mehrere Tragocerasschädel in einem Haufen; in anderen Fällen gehörten fast alle Knochen zu Hipparion; eine weitere Fundstelle war durch das Auftreten der Wirbelsäulen von Wiederkäuern und Hipparionen besonders gekennzeichnet. Die langen Knochen und Gruppen von solchen waren dagegen niemals in einer bestimmten Richtung angeordnet, sondern lagen stets ganz wirr durcheinander; dies beweist, daß an den Stellen, wo die Knochen schließlich angehäuft wurden, das sie transportierende Wasser entweder ruhig stand oder nur sanfte Wirbel bildete.

„Es kommen sehr wenig vollständige Skelette vor und wenn Wirbelreihen vorliegen, so sind die meisten Rippen verloren gegangen. Die einzigen annähernd vollständigen Skelette sind die einzelner Raubtiere (Ictitherium, Metarctos (= Simocyon, vgl. p. 135) und Machairodus). Es ist nichtsdestoweniger klar, daß viele von den Knochen noch zur Zeit ihrer Einbettung durch Ligamente zusammengehalten wurden; zahlreiche vollständige Fußskelette und fast vollständige Gliedmaßenskelette sind mit allen Elementen in ihrer natürlichen Lage erhalten. Es ist ferner zu erwähnen, daß in den meisten Fällen diese Gliedmaßen scharf geknickt sind, so daß zwei oder mehr Abschnitte fast parallel liegen in einer Stellung, wie sie durch die Muskelkontraktion nach dem Tode eintritt. Eine Lostrennung der schwächeren Teile hat auch in diesen Fällen noch stattgefunden; bei Hipparionen und Wiederkäuern fehlen oft mehrere Phalangen, während die übrigen Gliedmaßenknochen ruhig in ihrer ursprünglichen Verbindung liegen; während die Phalangen bei Fußskeletten von Rhinocerotiden immer fehlen, sind die drei nebeneinanderstehenden Metapodien häufig zu finden. In ähnlicher Weise ist der locker artikulierte Unterkiefer der Huftiere fast immer vom Schädel getrennt und ist nur bei Raubtieren und Quadrumanen in seiner natürlichen Lage zu finden.

„Die Mehrzahl der Knochen ist völlig isoliert und die meisten Antilopenschädel sind so stark zerbrochen, daß nur die Stirnen mit den Schädelzapfen erhalten sind. Ein großer Teil der Knochen ist scharf zerbrochen und manche haben beide Enden verloren; kleine, spitze Knochensplitter, scheinbar meist von Nashörnern stammend, sind oft sehr häufig. Manche dieser Knochenbrüche müssen geschehen sein, bevor die Weichteile vollständig zersetzt waren, wie aus einigen Fußskeletten von Rhinozeros und Gliedmaßen von Hipparionen und Antilopen hervorgeht. In einigen Fällen fand ich die distalen Enden von drei benachbarten Metapodien von Rhinozeros so scharf abgetrennt, als ob sie mit einer Hacke abgehauen worden wären. In mehreren Fällen grub ich die fast vollständige Hinterextremität von Hipparion aus dem weichen Mergel aus und

in allen Fällen mit einer Ausnahme fand ich, daß die Tibia mit einer scharfen, schiefen Bruchfläche nahe ihrer Mitte endete, ohne daß Spuren ihres Oberendes oder des Femurs vorhanden gewesen wären. Noch mehr, fast alle isolierten Schienbeine von Hipparion waren in ähnlicher Weise gebrochen; unter etwa 50 Exemplaren des Humerus desselben Tieres wurden nur drei vollständige gefunden, während alle anderen an der schwächsten Stelle des Schaftes scharf abgebrochen waren. Es ist also klar, daß die Gliedmaßen häufig vom Rumpf durch einen scharfen Bruch abgetrennt wurden, und zwar an der weichsten Stelle, bevor die Zersetzung der Weichteile weit genug vorgeschritten war, um die Ligamente zu zerstören."

Meine Beobachtungen über die Lagerungsverhältnisse der Knochen und Knochenreste, die ich in Pikermi in den Jahren 1911 und 1912 anstellen konnte, haben über die Art der Einbettung der Knochen einige neue Aufschlüsse gebracht. Durch die Bloßlegung einer großen Bodenfläche konnte zunächst festgestellt werden, daß die Reste in langgestreckten und schmalen Linsen auftreten, die zwar in ganz verschiedenen Horizonten des roten Tones liegen (Fig. 132), aber sich n i c h t als drei konstante knochenführende Schichten verfolgen lassen, wie dies A. SMITH WOODWARD angenommen hatte. Bei den Grabungen am linken Ufer des Megalorhevma im Jahre 1912 zeigte sich folgendes (3). Verstreut traten Linsen von feinen Geröllen in der Hauptmasse des roten Pikermitones auf; an einigen Stellen kamen jedoch auch große Blöcke pentelischen Marmors zum Vorschein. Auf der bergwärts, also flußaufwärts gelegenen Seite eines dieser großen Blöcke lagen in wirrem Gemenge verschiedene Knochen von mehreren Arten und Individuen, während der umgebende Ton vollkommen knochenleer war.

An einer zweiten Stelle konnte ein langgestrecktes, schon 1911 angefahrenes Knochennest (Fig. 70) zur Gänze freigelegt und ausgebeutet werden. Wir kamen an dieses Nest zuerst 1911 von der Ostseite, 1912 dagegen von der Westseite heran. Nach Abdeckung der hangenden Tonschichten wurde der Versuch unternommen, die in wirrem Durcheinander liegenden Knochen zu lösen und einzeln zu heben, da die starke Durchfeuchtung des Tones mit Grundwasser eine an Ort und Stelle durchzuführende rohe Präparation und Sonderung der einzelnen Knochen nötig machte. Da ergab sich, daß wir von der Ostseite her nicht in das Knochennest vordringen konnten, ohne eine Reihe wertvoller Reste zu zertrümmern; versuchten wir, den Unterkiefer eines Hipparions aus dem Knochengewirre zu lösen, so stellte sich ein quer über demselben liegendes Becken in den Weg und wenn wir daran gingen, zunächst dieses auszuheben, so erwies sich die Hälfte dieses Beckens von dem Schulter-

blatt eines Mastodonten zugedeckt; dieses war wieder überlagert von verschiedenen Gliedmaßenknochen von Chalicotherium, einem Kieferbruchstück von Rhinoceros, einem Antilopengehörn, einem



Fig. 132. Drei übereinanderliegende Knochennester im unterpliozänen roten Ton von Pikermi, aufgeschlossen am rechten Ufer des Megalorhevmabaches (vgl. Fig. 69). Über dem Horizont *III* (dem obersten Knochennest) der durch eine Diskordanz getrennte jüngere Quarzschotter. (Photographie von Prof. Dr. TH. SKOUPHOS.)

Schädel des großen Sus erymanthius usf., so daß es unmöglich erschien, die Knochen in dieser Reihenfolge, d. h. von Osten nach

Westen, also flußaufwärts vorschreitend, auszuheben. Erst als wir mit der Abtragung des Nestes von der Westseite her begannen und in der Richtung nach Osten, also in der Stromrichtung des Megalorhevma, vordrangen, gelang es, Knochen um Knochen fast unversehrt voneinander zu lösen. Das Ende des Nestes wurde von einem Nashornschädel gebildet, der sich quer hinter eine Bodenschwelle gelegt hatte. Dadurch wurde auch die Entstehung des Nestes wie auch der übrigen klar. Die Knochen konnten nur von einem fließenden Wasser, und zwar, wie die langgestreckte Form der Nester bewies, in einem alten Bette des Megalorhevma zusammengeschwemmt worden sein; irgendein Hindernis, entweder ein größerer Marmorblock oder ein an einer Bodenschwelle oder einer Baumwurzel hängen gebliebener Leichenteil oder Knochen bildete eine Art Wehr, hinter der sich die von der Strömung herbeigeschwemmten Knochen und Leichen fingen und liegen blieben. Es erwiesen sich weiter die verschiedenen Knochennester der Fundstellen beider Talseiten als durchaus lokale Bildungen, die nicht mit geologischen Horizonten verwechselt werden dürfen. Ob die Reste der verschiedenen Nester denselben Arten angehören oder ob z. B. zwischen den Hipparionresten der einzelnen Nester Unterschiede bestehen, die auf eine längere Dauer der Ablagerungen schließen lassen würden, wenn es sich um verschiedene Arten handeln würde, wird erst durch die eingehendere Untersuchung der Hipparionen, die im Zuge ist, ermittelt werden können. Nach den vorläufigen Ergebnissen dieser Untersuchungen scheinen die Arten der verschiedenen übereinander liegenden Nester (Fig. 132) dieselben zu sein.

In den verschiedenen Nestern, die im roten Pikermitone liegen, herrschen die Knochen und Zähne der dreizehigen Pferde der unteren Pliozänzeit, des kleinen Hipparion (Hipparion minus) und des großen Hipparion (Hipparion mediterraneum) weitaus vor. Ungefähr zwei Drittel der gehobenen Knochen gehören diesen dreizehigen Pferden an. Dagegen treten schon die verschiedenen, gleichfalls sehr häufigen Antilopen und Gazellen beträchtlich zurück; Nashörner und Schweine sind jedoch an einzelnen Stellen in großen Mengen gefunden worden. Mastodon und Dinotherium gehören in Pikermi bereits zu den selteneren Funden, während Hyänen nicht selten sind; sehr selten sind Reste von Machairodus, Mardern und anderen kleineren Raubtieren. Dagegen sind Affenreste in einzelnen Nestern nicht selten; Gaudry fand in einem Block von etwa 1 cbm Inhalt nicht weniger als acht Affenschädel.

Diese Lagerungsverhältnisse der Knochenreste, ihr Erhaltungszustand und die ganzen Umstände ihrer Vergesellschaftung sind so eigenartige, daß sie durch die Theorie A. Smith Woodwards nicht

zur Gänze erklärt werden können. Er kam zu dem Schlusse, daß die Knochenschichten bei Pikermi in genau derselben Weise entstanden sein müssen wie die gleichalterigen Knochenlager bei Drazi, einem kleinen Dorfe bei Achmet Aga in Nord-Euboea und daß somit die Pikermiknochenlager keine lokale Bildung darstellen, sondern eine weiter verbreitete Erscheinung sein müssen. „Die zwei Fundstellen", schreibt A. SMITH WOODWARD, „liegen etwa 60 Meilen voneinander entfernt und scheinen in zwei getrennten Tertiärbecken zu liegen, die durch eine Barriere von Kreidekalken und älteren Gesteinen getrennt sind. Was immer für eine Katastrophe auch die Tiere plötzlich getötet haben mag, sie hat sich augenscheinlich an beiden Stellen wenigstens zweimal, wenn nicht dreimal kurz nacheinander wiederholt. Die gewaltige Kraft, welche die Tierleichen zerbrochen und transportiert hat, bevor sie vollständig zersetzt waren, ist wahrscheinlich in allen Fällen die gleiche gewesen; die schließliche Lagerstätte der Knochen in Pikermi und Drazi muß ein verhältnismäßig ruhiges Wasser gewesen sein, in welchem sie schnell von Schlamm eingehüllt wurden. Das Fehlen jeder Spur von Pflanzenresten ist merkwürdig; aber die plausibelste Erklärung der zerbrochenen Gliedmaßen und zerfetzten Rumpfteile scheint zu sein, daß die Kadaver von Wildbächen durch Dickichte oder mit Stämmen verkeilte Wasserläufe gerissen wurden, bevor sie in die Seen gelangten und dort ruhig liegen blieben. Mitgerissene Steine in rascher Bewegung dürften die Zertrümmerung mancher Knochen bewirkt haben."

Schon R. LEPSIUS (2) hatte 1893 die Ansicht vertreten, daß die Tiere nicht an der Fundstelle ihrer Überreste verendeten, sondern von einem Flusse zusammengeschwemmt wurden. „Es genügt, sich einen günstigen Tränkeplatz im Flusse nahe oberhalb seiner Mündung, oder eine bequeme Furt vorzustellen, so daß die Herden der Antilopen und der Pferde dort regelmäßig zusammenströmten oder häufig den Fluß überschritten; solche Plätze mögen dann, wie es jetzt in den Tropen der Fall ist, die großen Raubtiere (Machairodus) besucht und benutzt haben, um willkommene Beute zu machen, wobei auch die kleinen Räuber (die Viverriden, Hyänen, die Marder und Katzen) ihre Rechnung fanden."

R. LEPSIUS vertritt also die Anschauung, daß die Schichten von Pikermi Freßplätze von Raubtieren an den Ufern eines Flusses darstellen und daß die Anhäufung der Knochen an diesen Stellen auf ähnliche Weise wie die Ansammlung von Knochen an Tränkplätzen in Afrika entstanden ist.

Derartige Freßplätze zeigen aber meist ein anderes Bild als die Knochennester in den Tonen von Pikermi. Die Schichten von

Steinheim in Württemberg, welche eine reiche Fauna miozäner Wirbeltiere enthalten, sind als ein solcher Freßplatz von Raubtieren anzusehen, welche die zur Tränke kommenden Tiere überfielen und zerrissen. So erklärt sich das Vorkommen zahlreicher zerbrochener Skelettreste in den Süßwasserkalken von Steinheim (31), wo die Annahme ihrer Zerstörung durch fließendes Wasser und Wildbäche auszuschließen und die Zertrümmerung der Knochen ausschließlich auf die Rechnung der an diesen Stellen jagenden Raubtiere zu setzen ist. Wir haben in den Steinheimer Schichten eine große Zahl verschiedener Arten gefunden, die uns eine vorzügliche Vorstellung von dem Tierleben zu geben vermögen, das im oberen Miozän an diesem warmen See herrschte, der von Thermen gespeist wurde und an dessen Ufern im Röhricht zahllose Pelikane, Flamingos, Reiher, Ibisse, Gänse und Enten nisteten. Zu dieser

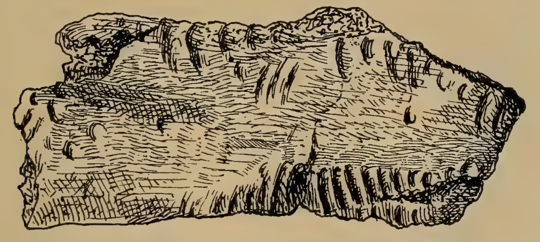


Fig. 133. Benagter Knochensplitter aus dem unterpliozänen Roten Tone von Pikermi in Attika, in natürlicher Größe. — Originalzeichnung. — Original im Paläobiologischen Lehrapparate der Universität Wien.

Oase kamen dreizehige Pferde (Anchitherium aurelianense), große (Hyotherium Soemmeringi) und kleine Schweine (Choerotherium sansaniense), zahlreiche geweihlose Hirsche der Gattung Palaeomeryx, Muntjakhirsche mit Gablergeweih (Dicroceros furcatus), Nashörner und Mastodon angustidens. Wer die Räuber waren, die die verschiedenen Pflanzenfresser an der Tränke überfielen, geht aus den Resten hervor, die mit den zerbissenen Knochen der Huftiere gefunden worden sind und Zeugnis von den Kämpfen ablegen, die sich auch unter den Raubtieren selbst abspielten. Da finden wir Überreste des furchtbaren Machairodus, des großen Amphicyon maior und verschiedener kleinerer Räuber, wie Pseudaelurus. Stellen wir uns auch vor, daß die an einem solchen Freßplatz herumliegenden zerbissenen Knochen durch eine Strömung zusammengeschwemmt und an einzelnen Stellen eines Flußlaufes hinter Bodenschwellen, Baumwurzeln oder Steinblöcken gestaut worden wären, so würde dabei noch immer eine Reihe von Erscheinungen unerklärt bleiben,

welche wir an den Knochen der verschiedenen Knochennester (Fig. 132) in den Tonlagern von Pikermi beobachten können.

Gewiß haben auch in Pikermi die Raubtiere an der Zertrümmerung der Knochen einen bedeutenden Anteil gehabt. Zahlreiche Gliedmaßenknochen von Hipparionen sind benagt und zerbissen (Fig. 133), und zwar können wir aus der Form der Zahneindrücke deutlich feststellen, daß sich an diesen Mahlzeiten nicht nur die aasfressenden Hyänen und Ictitherien, sondern auch Machairodus und sogar Nagetiere beteiligt haben; aber außer diesen Bißspuren, die in den Knochen zuweilen tiefe Eindrücke (Fig. 134) zurückgelassen haben, zeigen sich noch andere eigentümliche Verletzungen der Knochen, die nicht auf die Rechnung der kleinen und großen Raubtiere oder Aasfresser gesetzt werden dürfen. Vor allem bliebe aber durch die Annahme, daß die Knochenanhäufungen in Pikermi durch die Zusammenschwemmung der Reste von Mahlzeiten zu erklären seien, welche die Raubtiere am Ufer des vom Pentelikon herabziehenden Baches gehalten haben, die eigentümliche Vergesellschaftung bestimmter Arten in den einzelnen Nestern ganz unaufgeklärt. Schon A. SMITH WOODWARD hat hervorgehoben, daß in einzelnen Nestern die Knochen und Zähne von Hipparionen, in anderen die von Gazellen und Antilopen haufenweise zusammenliegen; einige Stellen waren, wie schon früher angeführt, durch das massenhafte Auftreten von Tragoceros-schädeln besonders gekennzeichnet. A. GAUDRY hatte in einem Block acht Affenschädel gefunden; bei meinen Ausgrabungen waren in einzelnen Nestern die Reste von Schweinen, in anderen die von Nashörnern vorherrschend. Es müssen also Verhältnisse die Zusammenschwemmung dieser Reste beeinflußt haben, die durch die Annahme von verschwemmten Mahlzeitresten allein nicht erklärbar sind.



Fig. 134. Fragment des Schienbeins (Tibia) eines Hipparion mediterraneum, Hensel, aus dem Unterpliozän von Pikermi. Die Tibia zeigt die charakteristische, nach oben spitz zulaufende Fraktur und ist außerdem durch Bisse der großen Hyäne (Hyaena eximia) in der Mitte der Diaphyse sehr stark zusammengequetscht. — Gesammelt bei der Pikermi-Expedition ABEL und HAFFERL (1912). $^2/_5$ der natürlichen Größe. — Original im paläobiologischen Lehrapparate der Wiener Universität.

Ähnliche Anhäufungen von Knochen, wie in Pikermi, sind auch in Afrika beobachtet worden; W. K. GREGORY berichtet (32), daß er wiederholt an ausgetrockneten Oasen hunderte von Kadavern verendeter Tiere in Afrika angetroffen hat. Weite Strecken waren mit den Knochen von Nashörnern, Zebras, Gazellen, Antilopen, Schakalen und Hyänen bedeckt, deren Knochen frisch und unzerbrochen waren. Es ließe sich also annehmen, daß die Anhäufung der zahllosen Knochen bei Pikermi in einer Zeit lange anhaltender Dürre erfolgte, in der tausende von Tieren verdursteten und daß ihre Reste später nach einsetzenden Gewitterregen zusammengeschwemmt und an einzelnen Teilen des Bachlaufes abgelagert und später von Terra rossa umhüllt wurden.

M. NEUMAYR, der 1885 in Pikermi grub, hat in seiner „Erdgeschichte" die Frage der Entstehung der Knochenlager auf anderem Wege zu lösen versucht.

„Es ist schwierig", schreibt M. NEUMAYR, „sich ein Bild von den Ursachen einer so massenhaften Anhäufung von Tierresten in einer einzigen dünnen Lage eines Schichtsystems zu machen, das sonst keine oder nur seltene Fossile enthält. Die Knochen sind nicht abgerollt, also nicht weither vom Wasser transportiert; sie sind von Raubtieren benagt und zerbrochen, mußten also, ehe sie ins Wasser gerieten, eine Zeitlang auf trockenem Lande gelegen haben. Vielleicht wirft ein Bericht, den DARWIN in seinem Reisewerk über die Erdumsegelung des Schiffes „Beagle" aus den Pampassteppen von Südamerika gibt (33), einiges Licht darauf. Während einer Zeit außerordentlicher Hitze und Dürre in den Jahren 1827 bis 1830 fiel so wenig Regen, daß die ganze Vegetation, selbst bis auf die Disteln, ausblieb; die Bäche vertrockneten, und das ganze Land nahm das Aussehen einer staubigen Landstraße an. Rinder und Pferde gingen in zahllosen Mengen zugrunde; in unabsehbaren Scharen drängten sie nach den größeren Strömen, namentlich nach dem Parana, und stürzten sich über die Ufer hinunter, um ihren Durst zu löschen. Sie waren aber zu entkräftet, um den Uferrand wieder zu erklimmen, immer neue Scharen kamen von oben nach, und so gingen die Tiere infolge der Dürre zu Hunderttausenden im Wasser zugrunde. Unter den verschiedenen Möglichkeiten für die Erklärung der Knochenanhäufung bei Pikermi hat jedenfalls die Annahme einer derartigen Katastrophe am meisten Wahrscheinlichkeit; auch die Benagung der Knochen durch Raubtiere würde sich wohl erklären, denn jedenfalls werden sich die Machairodonten, Hyänen, Ictitherien, Panther und ihre Genossen massenhaft eingefunden haben, um unter den zu Tode erschöpften Tieren reiche Beute zu holen. Allerdings bleibt dabei die Seltenheit von Rippen,

Wirbeln und Teilen des Beckens unerklärt. Und ebenso muß es fraglich erscheinen, ob denn eine einzige derartige Periode der Dürre das Material für die Bildung einer 1 m mächtigen Knochenschicht abgeben kann.“

Ist auch durch diesen Erklärungsversuch NEUMAYRs ein weiterer Teil von Erscheinungen erklärt, die sich aus den Knochenlagern bei Pikermi ablesen lassen, so bleibt doch noch ein unaufgeklärter Rest übrig. Diese Schwierigkeit für die Annahme des NEUMAYR-schen Erklärungsversuches liegt in der außerordentlich großen Zahl von sehr charakteristischen Knochenbrüchen, auf die A. SMITH-WOODWARD zum ersten Male aufmerksam gemacht, aber die er unrichtig, nämlich durch das Anstoßen an Bäume usw. in Wildbächen gedeutet hat. Meine Ausgrabungen haben seine Beobachtungen über die zahlreichen Knochenfrakturen in vollem Ausmaße bestätigt. Viele Bruchstücke von Knochen rühren zwar zweifellos von der Tätigkeit der Ictitherien und Schakale, Panther und Machairodonten her; aber die von A. SMITH-WOODWARD beschriebenen Gliedmaßenfrakturen können nicht durch die Gebisse der Raubtiere entstanden sein. Daher hat auch A. SMITH-WOODWARD zu der Erklärung gegriffen, daß diese eigentümlichen Knochenfrakturen durch das Anstoßen der Knochen beim Herabschwemmen in einem Wildbache entstanden sein müssen. Dieser Erklärungsversuch ist jedoch als unmöglich auszuschalten.

Die Knochenbrüche, welche die überwiegende Mehrzahl der von mir aufgesammelten Gliedmaßenknochen von Hipparionen zeigt, betreffen fast ausschließlich den Humerus und das Femur, den Radius und die Tibia. In allen Fällen ist der Knochen derart durchbrochen, daß der untere Teil spitz nach oben zuläuft, als ob er mit einer Hacke zugehackt worden wäre. Nie ist der obere Teil dieser Gliedmaßenknochen mit einem nach unten spitz zulaufenden Bruchende versehen, sondern weist einen entsprechenden schmal-dreieckigen Ausbruch auf.

Derartige Frakturen können auf keinen Fall durch Bisse von Raubtieren erzeugt worden sein. Seit mehreren Jahren habe ich mich bemüht, an von Raubtieren zerbissenen Knochen derartige Frakturen zu finden, aber immer ohne Erfolg. Es liegen Knochen in dem in Pikermi aufgesammelten Material vor, die von Raubtieren zerbissen sind, aber niemals sind die charakteristischen, spitz nach oben zulaufenden Bruchstellen der distalen Teile und die analog geformten Ausbruchstellen der proximalen Teile in diesen Fällen zu beobachten.

Dagegen zeigen die Frakturen der Hipparionen- und Antilopenknochen von Pikermi mit jenen Frakturen eine überraschende Ähn-

lichkeit, die infolge von Sprüngen aus großer Höhe oder bei starker Durchbiegung der Knochen entstehen und z. B. als „Skifahrerbrüche" in der medizinischen Literatur bekannt sind.

Diese Frakturen der Gliedmaßenknochen sind nur bei den in den Pikermitonen begrabenen Huftieren, niemals aber bei den Raubtieren zu beobachten. Die Raubtierskelette sind übrigens die einzigen, die außer den Affenskeletten in vollständigem oder fast vollständigem Zusammenhange der Knochen angetroffen worden sind, während die Huftierskelette fast immer in ihre einzelnen Bestandteile aufgelöst erscheinen.

Durch die eigentümlichen Brüche der Gliedmaßenknochen wird ein Licht auf die Vorgänge geworfen, die zu der stellenweise massenhaften Anhäufung von Skelettresten in den Tonen von Pikermi führten. Es kann sich nur um eine Katastrophe handeln, die den Untergang von tausenden dieser Tiere bewirkt hat. Steppenbrände jagen das angsterfüllte Wild der afrikanischen Buschsteppe in ungeheuren Rudeln entweder den Berglehnen oder den Wasserläufen zu, wo die geschreckten Tiere Schutz zu finden hoffen. Mischt sich auch bei dieser Flucht manches Gnu unter eine Zebraherde und geraten die Antilopenrudel bei dem wilden Dahinstürmen durcheinander, so bleiben doch die Verbände der einzelnen Rudel in den Hauptzügen geschlossen beisammen.

Die Panik, die große Herden domestizierter Tiere zuweilen ergreift, ist auch in der Gegenwart wiederholt die Ursache des katastrophalen Unterganges wertvoller Viehbestände geworden. Blindlings rennen die flüchtenden Tiere über Stock und Stein, stürzen über die Steilränder der Flußufer hinunter und bleiben mit zerschmetterten Giedmaßen liegen. Solche panikartige Fluchten sind auch bei Rentierherden in Lappland beobachtet worden, wenn sie von Wölfen gejagt werden und so sind schon große Rentierherden über die steilen Felswände im südlichen Norbotten in die Tiefe gestürzt (34).

Nun finden die Raubtiere und Aasfresser an den verendeten, in ganzen Haufen zugrundegegangenen Tieren reiche Beute (Fig. 136). Der Steppenbrand macht an den Ufern des Bachlaufes halt, wenn nicht der Wind den Brand auf das andere Ufer trägt. Affen und andere Kleintiere flüchten sich in Felsspalten, in der Hoffnung, hier vom Feuer verschont zu sein.

Der Steppenbrand, nach einer Zeit langer Dürre durch einen Blitzschlag verursacht, wird durch die niederströmenden Wassermengen eines Wolkenbruches gedämpft und gelöscht. Nun fluten von allen Lehnen die Hochwässer herab, füllen die Rinnsale und schwemmen die Leichenteile der über die Steilufer des Bergbaches

herabgestürzten und verendeten Tiere mit sich fort; auch eine Affenherde, die sich in einer Felsspalte geschützt wähnte, wird hier vom Hochwasser erreicht und von den Fluten fortgetragen, bis sich ein wirres Gemenge halbverbrannter und frischer Kadaver an Widerständen des Wildbachlaufes staut, wo die Reste nach dem Ablaufen des Hochwassers liegen bleiben und von neuem die Aasfresser anlocken, die aus ihren höher am Berge liegenden Verstecken hervorkommen, um auf Beute auszugehen.

Dies ist ungefähr in großen Zügen das Bild, das wir uns von der Katastrophe in Pikermi zu machen haben (Fig. 135). Sie scheint



Fig. 135. Darstellung eines Steppenbrandes bei Pikermi in der Unterpliozänzeit, bei dem eine größere Zahl der die Buschsteppe bewohnenden Tiere auf der Flucht durch Absturz über die Steilhänge des Megalorhevmabaches verunglückt sein muß.

sich, wie die zahlreichen in verschiedenen Niveaus des Tones liegenden Knochennester beweisen, nicht nur einmal abgespielt zu haben, sondern in der Buschsteppe von Pikermi in der unteren Pliozänzeit ebenso häufig wie jetzt noch in der afrikanischen Massaisteppe eingetreten zu sein. Das Gleiche gilt wohl auch für die Knochenlager von Drazi in Euboea.

Der Untergang der zahlreichen, in den Ablagerungen der Insel Samos begrabenen Tierleichen aus der unteren Pliozänzeit ist dagegen, wie wir bereits besprochen haben, wohl zum Teil durch vulkanische Ausbrüche bedingt, denn die Schichten, in denen die prachtvoll erhaltenen Schädel der Antilopen, Hipparionen, Mastodonten, Nashörner



Fig. 136. Drei gestreifte Hyänen (Hyaena striata) beim Fraße an einem Eselkadaver. (Photographie von JASPER V. OERTZEN, Kamerun. Aus M. HILZHEIMER, Neubearbeitung von Brehms Tierleben, XII. Band).

und der vielen anderen Tiere der Fauna von Samos begraben liegen, bestehen größtenteils aus vulkanischen Aschen. Hier liegen also wahrscheinlich Ereignisse vor, die uns in ähnlicher Weise einen Einblick in die Tierwelt der unteren Pliozänzeit des damaligen ägäischen Festlandes gestatten, wie es uns die Tuffe des Bridgerbeckens in Nordamerika ermöglicht haben, die in der mittleren Eozänzeit eine so reiche Fauna wie die „Bridgerfauna" bei gewaltigen Eruptionen der benachbarten Vulkane in derselben Weise begruben, wie dies bei der Katastrophe von Pompeji der Fall war. Derartige Eruptionen haben zu wiederholten Malen im Laufe der Erdgeschichte ganze Faunen begraben, wie die Miozänfauna von Santa Cruz in Patagonien oder die Quartärfauna von Trinil auf Java, der Fundstätte des Pithecanthropus erectus. Auch die vulkanischen Tuffe von Antisirabé auf Madagaskar bergen eine auf katastrophale Art untergegangene Fauna, von der uns bei normalen Verhältnissen nur ein verschwindend kleiner Ausschnitt übrig geblieben wäre.

Was in der Steppe Afrikas heute verendet, wird rasch zerstört und von den vielen tausend Tierleichen, die auf freier Wildbahn verenden, bleibt schon nach kurzer Zeit fast nichts mehr übrig. C. G. SCHILLINGS hat diese Vorgänge in anschaulichster Weise geschildert:

„Nichts drückt der schnellen Vergänglichkeit in einsamer äquatorialer Steppe einen deutlicheren Stempel auf, als die schnelle Verwesung der Riesenleiche eines Elefanten oder anderen Dickhäuters.

„Lag das gewaltige Tier unmittelbar nach Eintritt seines Todes in eindrucksvoller Größe vor uns: am nächsten Tage hatten die entstandenen Verwesungsgase den Körper unter dem Einflusse der tropischen Hitze bereits ins Verzerrte aufgetrieben und entstellt!

„Aber auch die Hyänen und Schakale hatten bereits in der Nacht ihre Angriffe versucht; hunderte von Geiern bedeckten die umherstehenden Bäume, hatten sich auf dem Aase niedergelassen, und ringsumher war das Gras der Steppe niedergetreten und durch ihr Geschmeiß weiß bekälkt.

„In den nächsten Nächten war dann häufig der ganze Kadaver des riesigen Tieres von den vereinten Hyänen und Schakalen verzehrt. In früher Morgenstunde setzten die Geier das Werk der Bestattung fort, so daß in kürzester Frist nur noch das von der borkigen Haut des Elefanten bedeckte riesige Skelett übrig blieb.

„Die nächste Regenzeit weicht die Hautreste auf und macht sie so geeignet, nun auch bis auf den letzten Rest von den Hyänen und Schakalen verzehrt zu werden. Jetzt sind nur noch die auf dem Erdboden zerstreuten Knochen übrig geblieben.

„Steppenbrände, dazu vorher schon der Einfluß der tropischen Glutsonne, machen die Knochen mürbe und zerfallend; nur der ge-

waltige Schädel widersteht eine Reihe von Jahren den Einflüssen der Witterung. Wie aber neues Leben stets aus den Ruinen emporblüht, so fand ich auch hier in den weiß gebleichten Schädeln der riesigen Rüsselträger zuweilen Vogelnester oder sorglich errichtete Nester von Mäusen, die in der Stirnhöhle des Elefanten Schutz und Zuflucht vor ihren Feinden gefunden hatten. Doch im Laufe der Jahre zerfällt auch der Schädel, und nichts kündet von dem Drama, das sich zur Todesstunde seines gigantischen Trägers hier abgespielt".

Literaturnachweise.

(1) A. GAUDRY, Animaux fossiles et Géologie de l' Attique. — Paris, 1862—1867.

(2) R. LEPSIUS, Geologie von Attika. — Ein Beitrag zur Lehre vom Metamorphismus der Gesteine. — (29 Profile, 8 Taf., 9 geolog. Karten. — Berlin, bei D. Reimer, 1893.)

(3) O. ABEL, Vorläufiger Bericht über die wissenschaftlichen Ergebnisse der Pikermi-Expedition. — (Sitzungsanzeiger d. kais. Akad. d. Wiss., Wien, 11. Juli 1912.)

(4) G. SCHLESINGER, Die Mastodonten des k. k. naturhistorischen Hofmuseums. — (Denkschriften des k. k. naturhist. Hofmus. in Wien, Bd. I, 1917.)

W. O. DIETRICH, Vergleichend kraniologische Bemerkungen über Mastodon. — (Sitzungsbericht Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 1919, Nr. 2, p. 45.)

(5) O. ABEL, Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. — 1912, p. 237, 556. — Die vorzeitlichen Säugetiere. — Jena, G. Fischer, 1914, p. 198.

(6) M. SCHLOSSER, Die fossilen Cavicornier von Samos. — (Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns u. d. Orients, Bd. XVII, 1904, p. 71.)

(7) W. DAMES, Hirsche und Mäuse von Pikermi in Attika. — (Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges., Berlin 1883, p. 92.)

(8) TH. KORMOS, Über die Resultate meiner Ausgrabungen im Jahre 1913. — (Jahresber. d. kgl. ungar. geol. Reichsanstalt für 1913, Budapest 1914, p. 584.)

(9) O. ABEL, Über einen Fund von Sivatherium giganteum bei Adrianopel. — (Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss., Wien, Math.-Naturw. Kl., Bd. CXIII, 1. Abt., 1904, p. 629.)

(10) O. ANTONIUS, Untersuchungen über den phylogenetischen Zusammenhang zwischen Hipparion und Equus. — (Zeitschr. f. induktive Abstammungs- u. Vererbungslehre, Bd. XX, Berlin 1919, p. 273.)

(11) Derselbe, Equus Abeli nov. spec. — Ein Beitrag zur genaueren Kenntnis unserer Quartärpferde. — Beiträge zur Paläontologie u. Geologie Öst.-Ung. u. d. Orients, Bd. XXVI, 1913, p. 241.)

(12) W. J. HOLLAND and O. A. PETERSON, The Osteology of the Chalicotherioidea. — (Memoirs of the Carnegie Museum, Vol. III, No. 2, Jan. 1914.)

(13) O. ABEL, Studien über die Lebensweise von Chalicotherium. — (Acta Zoologica, Stockholm, Bd. I, 1920, p. 21.)

(14) M. SCHLOSSER, Die fossilen Säugetiere Chinas. — (Abhandl. kgl. bayr. Akad. d. Wiss., München, II. Kl., Bd. XXII, 1903, p. 75.)

(15) W. D. MATTHEW, Climate and Evolution. — (Annals of the New York Academy of Sciences, Vol. XXIV, New York 1915, p. 171.)

(16) O. ABEL, Die vorzeitlichen Säugetiere. — Jena, G. Fischer, 1914, p. 23.

(17) C. W. ANDREWS, On a Skull of Orycteropus Gaudryi, Forsyth Major, from Samos. — (Proc. Zool. Soc., London 1896, p. 296.) — FORSYTH MAJOR erwähnt auch das Vorkommen dieser Gattung im Unterpliozän von Maragha in Westpersien. FORSYTH MAJOR nahm für die Erdferkel ein nördliches Ursprungszentrum an und trat der Ansicht entgegen, daß diese Gruppe afrikanischer Herkunft wäre.

(18) H. FILHOL, Observations concernant quelques Mammifères fossiles nouveaux du Quercy. — (Annales des Sciences naturelles (7.), Zoologie et Paléontologie, T. XVI, 1894, p. 135.) — F. AMEGHINO: Les Édentés fossiles de France et d'Allemagne. — (Anales del Museo Nacional de Buenos Aires. — T. XIII (3.), p. 207.)

(19) W. D. MATTHEW, A Revision of the Lower Eocene Wasatch and Wind River Faunas. — Part V. — (Bull. Am. Mus. Nat. Hist., New York, Vol. XXXVIII, Art. XVI, p. 655.)

(20) G. ELLIOT SMITH, The Brain in the Edentata. — (Transactions Linnean Soc., London, Vol. VII, 1898, p. 388.)

(21) E. LÖNNBERG, On a New Orycteropus From Northern Congo and Some Remarks on the Dentition of the Tubulidentata. — (Arkiv för Zool. K. Svensk. Vet. Akad. Stockholm, Bd. III, No. 3, 1906, p. 1.)

Vgl. ferner über diese Frage: W. K. GREGORY, The Orders of Mammals. — (Bull. Am. Mus. Nat. Hist. New York, Vol. XXVII, 1910, p. 334—337.)

(22) C. I. FORSYTH MAJOR, The Hyracoid Pliohyrax graecus from Samos and Pikermi. — (Geological Magazine, London 1899, p. 548.)

H. F. OSBORN, On Pliohyrax Kruppi, Osborn, a Fossil Hyracoid, from Samos, Lower Pliocene, in the Stuttgart Collection. A New Type, and the First Known Tertiary Hyracoid. — (Proceed. Fourth Internat. Congress of Zoology, 1899, Cambridge, p. 172.)

(23) M. SCHLOSSER, Beiträge zur Kenntnis der oligozänen Landsäugetiere aus dem Fayum, Ägypten. — (Beiträge zur Paläont. u. Geol. Öst.-Ung. u. d. Orients, Bd. XXIV, Wien 1911.)

(24) W. D. MATTHEW, The Phylogeny of the Felidae. — (Bull. Am. Mus. Nat. Hist., New York, Vol. XXVIII, Oct. 19, 1910, Art. 26, p. 289.)

(25) A. WEITHOFER, Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Pikermi bei Athen. — (Beiträge zur Paläont. u. Geol. Öst.-Ung. u. d. Orients, Bd. VI, Wien 1887, p. 242.)

(26) A. SMITH WOODWARD, The Bone Beds of Pikermi, Attica, and Similar Deposits in Euboea. — (Geolog. Magazine, N. S. (IV.), Vol. VIII, 1901, p. 481—486.)

(27) C. I. FORSYTH MAJOR, On Mustela palaeattica from the Upper Miocene of Pikermi and Samos. — (Proc. Zool. Soc., London, Febr. 18, 1902, p. 109.)

(28) O. ABEL, Paläontologie und Paläozoologie. — (Kultur der Gegenwart, III., IV., 4., Leipzig u. Berlin 1914, p. 303—305.)

(29) C. I. FORSYTH MAJOR, Sur un gisement d'ossemens fossiles dans l'île de Samos, contemporains de l'âge de Pikermi. — (C. R. Acad. Sci., Paris, CVII, 1888, p. 1178). — Considérations nouvelles sur la Faune des Vertébrés du miocène supérieur dans l'île de Samos. — (C. R. Acad. Sci., Paris, Nov. 2, 1891.) — Le Gisement ossifère de Mitylini et Catalogue d'Ossements fossiles recueillis à Mytilini, Île de Samos. — 1892. — On the Okapi. — (Proc. Zool. Soc., London, June 3, 1902, p. 73). Weitere kleinere Mitteilungen desselben Autors in den

Proc. Zool. Soc. u. Geol. Mag., London (z. B. Geol. Mag., Dec. IV, Vol. VIII, 446, Aug. 1901, p. 354) u. s. f. beziehen sich auf fossile Camelopardaliden von Samos, namentlich Samotherium (P. Z. S., London 1891, p. 322).

(30) Die Analyse des roten Tones von Pikermi durch Prof. LEININGEN ergab folgendes Resultat (Mitteilung vom 12. IV. 1917):

„Der gelbliche bis rote Ton von Pikermi enthält nur in dem durch die Schlämmanalyse (Methode Atterberg) gewonnenen Anteil feinster Korngröße (< 0,002 mm) rote Bestandteile; alle gröberen Anteile sind andersfarbig, hellgelb bis braun. Die mechanische Analyse ergab folgendes:

< 0,002 mm	8,23 g
< 0,006 „	2,67 „
< 0,02 „	4,15 „
< 0,06 „	2,80 „
< 0,2 „	1,59 „
> 0,2 „ (Sand)	0,56 „
	20,00 g

Die chemische Analyse des Anteiles < 0,002 mm (feinstes Schlämmprodukt) ergab:

SiO_2	41,6156%
Fe_2O_3	12,8542%
Al_2O_3	21,1559%
CaO	3,8222%
MgO	1,9725%
CO_2	3,0031%
Glühverlust	15,0548%
Summe:	99,4783%

„Demnach ist der feinste Anteil des Pikermitones als eine typische Roterde, nicht als Laterit zu bezeichnen.

„Die im Pikermiton enthaltenen gröbsten Anteile sind Rollsteinchen, Quarzsplitter, Stückchen von kristallinen Schiefern, z. B. Gneiß, und von verschiedenen Sedimenten."

(31) O. FRAAS, Die Fauna von Steinheim. — (Jahreshefte d. Ver. f. vaterl. Naturkunde in Württemberg, 1870, 2. u. 3. Heft, 1870, p. 145). — W. BRANCO und E. FRAAS, Das kryptovulkanische Becken von Steinheim. — (Abhandl. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss., Berlin 1905.)

(32) W. K. GREGORY, The Great Rift Valley. — London 1896.

(33) CH. DARWIN, Reise eines Naturforschers um die Welt. — Cap. 7. (Stuttgart, 2. Aufl. d. deutsch. Ausgabe, 1885, p. 153.)

(34) Nach Mitteilung von Kollegen C. WIMAN. (O. ABEL, Grundzüge der Paläobiologie d. Wirbeltiere, 1912, p. 23.) C. WIMAN, Über die paläontologische Bedeutung des Massensterbens unter den Tieren. — (Paläontologische Zeitschrift, Berlin, Bd. I, 1913, p. 147.)

III. Landschaft und Tierleben des Wiener Beckens in der mittleren Miozänzeit.

Von der Aussichtswarte des Kahlenberges in Wien öffnet sich ein weiter und prächtiger Rundblick. Von Westen her zieht sich das breite Silberband des Donaustromes gegen die Sandsteinfelsen der Ruine Greifenstein, tritt hart an den Außensaum der Alpen heran und durchbricht sie zwischen dem Totenkopf und dem Schliefberg mit der weithin leuchtenden Burg Kreuzenstein. In ein künstliches Bett gezwängt, wendet sich der mächtige Strom bei Höflein nach Südosten und tritt zwischen dem Nußberg und dem Bisamberg in das eigentliche Wiener Becken ein, das er zwischen Hainburg und Theben wieder verläßt, um durch die Porta hungarica in das weite pannonische Tiefland einzubrechen.

Unser Blick schweift über das zu unseren Füßen liegende Häusermeer der Großstadt nach Süden längs der Hügelzüge, auf welche die nach dem Westen drängende Stadt langsam hinaufgreift, bis zu den Kalkbergen, die bei Kalksburg aus der Ebene auftauchen und von hier an bis in die Gegend von Gloggnitz den Westrand des Wiener Beckens bilden. An sie schließt sich in unserem Rundblick das Bergland an, das die Ausläufer des Wechsels darstellt; dann tauchen im Südosten die sanft geschwungenen Profillinien des Leithagebirges auf; an sie reihen sich weiter nördlich die Hundsheimer und Hainburger Berge an und noch weiter nördlich, schon wieder jenseits der Donau, grüßt der Thebener Kobel herüber, dessen nördliche Fortsetzung, die kleinen Karpathen, sich bereits im kobaltblauen Dunst der Ferne unseren Blicken verliert.

Im Osten öffnet sich, bis an das linke Donauufer heranreichend, das Marchfeld. Im Norden ragt der Klotz des Bisamberges scheinbar unvermittelt aus der Niederung empor, westlich schließt sich an ihn das Senkungsfeld von Korneuburg an, hinter dem die Sandsteinzüge des Rohrwaldes auftauchen, deren Südabsturz gegen das Donautal die Burg Kreuzenstein trägt. Das weite Tullnerfeld im Westen und Nordwesten wird in der Ferne durch einen sanftwelligen Steil-

rand abgeschlossen, der bereits der Böhmischen Masse angehört und aus einem Untergrund kristalliner Felsarten besteht. Zwischen dem Tullnerfeld und dem Wiener Becken schiebt sich gegen uns wie ein breiter Keil die Gruppe der bewaldeten Sandsteinberge des Wienerwaldes heran, auf deren einem wir stehen.

Wer jemals im Hochgebirge von kristallklarer Höhe, über sich den tiefblauen Himmel, auf das zu seinen Füßen wogende, weiße Nebelmeer in den Tälern hinabgesehen hat, dem ist die Vorstellung nicht fremd, daß er von bergiger Insel auf ein Meer hinabblickt. Der Geologe bedarf aber nicht dieser Unterstützung seiner Einbildungskraft, um vor seinem Auge den blauen Meeresspiegel wieder hervorzuzaubern, der sich vor unvordenklichen Zeiten über die Niederungen ausspannte, die wir heute von der Höhe des Kahlenberges zu unseren Füßen liegen sehen; er ist mit dieser Vorstellung wohl vertraut, denn er kennt nicht nur zahlreiche Stellen in den Niederungen und an ihren Rändern, an denen die Ablagerungen eines alten Meeres aufgeschlossen sind, sondern er vermag auch an einigen Stellen des Wiener Beckens den Verlauf der ehemaligen Küstenlinie mit voller Schärfe nachzuweisen. Vom Kahlenberge nach Nußdorf absteigend, treffen wir vor dem Grünen Kreuz in Nußdorf auf eine Stelle, an der die marinen Strandkonglomerate, über und über erfüllt mit den Steinkernen von Muscheln und Schnecken, unmittelbar den ehemaligen Küstenfelsen angelagert sind. Und steigen wir weiter zum Bockkeller in Nußdorf herab, so kreuzen wir diese Strandlinie unterhalb der Eichelhöfe bei der Villa „Rundschau“ an einer zweiten Stelle. Wir treffen die Strandlinie weiter im Süden bei Kalksburg wieder an und können sie längs des Abbruches, der die westliche Steilküste des ehemaligen „Wiener Meeres“ bildet, über Rodaun, Perchtoldsdorf, Mödling, Baden, Soos, Vöslau und noch weiter verfolgen und wir finden sie auf den Abhängen des Leithagebirges, der Hainburger Berge und an den Abhängen des Thebener Kobels in so prachtvoller Erhaltung wieder, daß es stellenweise den Eindruck erweckt, als ob das Meer erst vor wenigen Jahren sich von diesen Küstenfelsen zurückgezogen hätte, so frisch sind die Oberflächen der Küstenfelsen und die Bohrlöcher der in ihnen eingebohrten Bohrmuscheln erhalten.

Derartig zerbohrte Küstengerölle sind neben Bruchstücken von Austernschalen und Splittern von großen Jakobsmuscheln (Pecten) in der Regel die einzigen Spuren tierischen Lebens aus dem miozänen Meere des Wiener Beckens, die uns bei einer Wanderung durch das Rebengelände von Mödling, Baden und Vöslau im Süden von Wien entgegentreten. Auch wenn wir die großen Steinbrüche des Rauchstallbrunngrabens bei Baden nach Überresten von Meeres-

tieren durchsuchen, so werden wir im Anfange von der Seltenheit der fossilen Tierreste überrascht und enttäuscht sein, solange wir nur nach großen Stücken suchen und die massenhaft auftretende Kleintierwelt unbeachtet lassen, die größtenteils aus den Gehäusen mikroskopischer Foraminiferen besteht. Erst wenn wir die Ziegelei Franz Breyer des Kurortes Vöslau betreten, erhalten wir eine annähernde Vorstellung von dem ungeheuren Reichtum an Mollusken des Wiener Meeres. Zu hunderttausenden leuchten uns die weiß gebleichten oder blauverfärbten, mitunter aber sogar Spuren der ehemals bunten Färbung tragenden Schalen von Muscheln und Gehäuse von Schnecken aus den blaugrauen Sanden entgegen, die über einem feinkörnigen, fetten und plastischen Ton liegen, der zu Ziegeln verarbeitet wird und in der wissenschaftlichen Welt durch seinen Reichtum an Fossileinschlüssen seit alter Zeit berühmt ist. Denselben Ton, der im Volksmunde als „Tegel" bezeichnet wird, schließen auch die jetzt verfallenen Ziegelgruben von Baden, Soos und Möllersdorf auf.

Wenn zur Winterszeit die Arbeit in der Ziegelei von Vöslau ruht, so sammelt sich am Grunde der Grube das Grundwasser zu einem See an, der bis zu der Sandschichte mit den zahllosen Konchylienresten ansteigt. Wandert man zu dieser Zeit dem Ufer dieses Tümpels entlang, an dessen Rande die weißen Schnecken und Muschelschalen in so großen Mengen liegen, daß man bei jedem Schritte 20 oder 30 Stück zerbricht, so bedarf man wirklich keiner besonderen Anstrengung der Phantasie, um sich an den Meeresstrand versetzt zu denken (Fig. 137).

Ein völlig zutreffendes Bild vom Tierleben des Meeres, dessen Brandung seinerzeit die Gehäuse und Schalen der Mollusken an den Sandstrand von Vöslau warf, vermag aber diese Stelle allein doch kaum zu bieten. Was uns hier entgegentritt, ist nur ein sehr kleiner Ausschnitt aus der Tierwelt des Miozänmeeres, das im Wiener Becken brandete. Von den zahllosen weichkörperigen Meerestieren, welche die heutigen Meere bevölkern, ist nichts mehr erhalten geblieben; daß sie auch hier gelebt haben, ist zweifellos, denn wir kennen Reste solcher Arten schon aus viel älteren Formationen. Freilich ist es immer nur einem ganz besonderen Zufall zu verdanken gewesen, wenn sich die Leichen von Medusen, Würmern, zartkörperigen Garneelen, Tintenfischen, Holothurien usw. in feinkörnigen Gesteinen als Abdrücke erhalten haben. In Meeresablagerungen von gröberem Korn, wie der Vöslauer Sand eine darstellt, unterliegen die angeschwemmten Tierleichen am Strande einer ebenso raschen und gründlichen Verwesung, als wenn sie auf den Meeres-

boden niedersinken und dort von Aasfressern oder Fäulnisbakterien zerstört werden.

Aber auch viele Tiere, deren Skelettreste aus kalkigen Hartteilen bestehen, die der Verwesung Trotz bieten und „fossil" werden können, und die sicher in großer Zahl das Wiener Miozänmeer bevölkert haben, sind entweder gar nicht oder nur durch sehr seltene



Fig. 137. Verhärtete Partie aus dem mittelmiozänen, sandigen Tegel von Vöslau (obere Schichten der Breyerschen Ziegelei von Vöslau im Wiener Becken). Vorherrschend lose Schalen verschiedener Bivalven sowie vereinzelte Gehäuse von Schnecken (in der Mitte ein Exemplar von Conus antediluvianus). Rechts oben ein Steinkern einer Turmschnecke (Turritella), der durch seinen Hochglanz auffällt, ein bezeichnendes Merkmal der Steinkerne aus dieser Schichte. Rechts unten weist eine Muschelschale das von einer Raubschnecke erzeugte Bohrloch auf. Original im paläobiologischen Lehrapparat der Wiener Universität. $^1/_2$ der natürlichen Größe.

und dürftige Reste in den Ablagerungen des Wiener Beckens vertreten. Bis vor etwa 10 Jahren war nur eine sehr kleine Zahl von Fischarten aus den Ablagerungen des Wiener Beckens bekannt, bis man daran ging, nach den Gehörsteinchen oder Otolithen eifriger zu suchen und aus ihnen, da sie sehr charakteristische und für die einzelnen Familien und Gattungen sehr konstante Formen aufweisen,

die Anwesenheit zahlreicher Fischarten für das Wiener Miozänmeer festzustellen. Nur die Haifischzähne hatten schon vor langer Zeit die Aufmerksamkeit der Sammler erregt, vor allem die riesigen Zähne des Carcharodon megalodon, dessen Körpergröße die des lebenden Riesen unter den Haifischen, des Carcharodon Rondeletii, weit übertroffen haben muß; die größten Exemplare dieser Art erreichen etwa 12 m Länge.

An die Küsten der heutigen Meere werden nur sehr selten Kadaver größerer Tiere von der Strömung angetrieben und es sind nur wenige Stellen bekannt, wo dies häufiger der Fall ist. Eine solche Stelle ist der Golf von Biscaya, in den nicht selten Walleichen von der Meeresströmung angetrieben werden; ein Platz, den man als Walfriedhof bezeichnen könnte, weil auf engem Raume tausende von Walresten beisammen liegen, war in der Miozänzeit die Meeresbucht von Antwerpen; aber aus dem Mittelmiozän des Wiener Beckens sind solche Plätze noch nicht bekannt. Nur an einigen Stellen, wie in Au bei Hof am Leithagebirge oder zu Neudorf an der March in Ungarn sind Reste von Wirbeltieren in den Leithakalkbildungen häufiger anzutreffen; meist sind es jedoch nur vereinzelte Zähne und Kieferstücke, seltener Wirbel, Rippen und Gliedmaßenreste oder größere Skeletteile (Fig. 138), welche uns einen Ausschnitt aus der Großtierwelt jener Zeiten übermitteln.

Muß uns also die Fauna dieser Zeit, wenn wir sie nur nach den Funden den Leithakalkbildungen des Wiener Beckens rekonstruieren, als sehr arm erscheinen, so tritt uns der ganze Reichtum der damaligen Säugetierwelt in den Braunkohlenbildungen entgegen, die sich in derselben Zeit, zu der das Meer im Wiener Becken flutete, in den Sümpfen Steiermarks und Böhmens bildeten. Wir müssen diese Funde heranziehen, um ein möglichst vollständiges Bild von dem Tierleben der mittleren und oberen Miozänzeit Österreichs zu erhalten. Die reichste Fundstätte fossiler Säugetiere aus der oberen Miozänzeit Steiermarks ist das Braunkohlenlager von Göriach; etwas ärmer sind die Braunkohlenschichten von Eibiswald, Wies und Leoben. Dafür ist uns in Leoben in den Hangendschichten des Flötzes ein Herbarium aus der Miozänzeit erhalten geblieben, das nach ETTINGSHAUSEN (1) die stattliche Zahl von 411 Arten umfaßt und das uns auf diese Weise in den Stand setzt, in Verbindung mit den an anderen Fundstellen erhaltenen Miozänfloren Steiermarks ein ziemlich gutes Bild von dem Vegetationscharakter der Sumpfwälder zu erhalten, in denen die obermiozäne Säugetierwelt zusammen mit den Krokodilen, Schildkröten und den vielen anderen Tieren lebte, die aus unseren Breiten längst verschwunden sind.

Wenn wir die Säugetierarten, die Österreich in der Miozänzeit bevölkerten, an unseren Augen vorüberziehen lassen, so wird sich uns ein Bild darbieten, wie es heute am ehesten durch die Tierwelt



Fig. 138. Skelett eines Zahnwals aus dem miozänen Leithakalk von St. Margarethen bei Oedenburg, Acrodelphis leiodontus, Papp, auf einer Gesteinsplatte von 90 cm Länge. (Nach K. Papp.)

der indomalayischen Region verkörpert wird. Nicht nur die Landsäuger, sondern auch die meeresbewohnenden Wale und Seekühe, die wir zusammen mit der übrigen Tierwelt des mittelmiozänen Meeres des Wiener Beckens näher kennen lernen wollen, entsprechen diesem Bilde von dem Charakter der Tierwelt der damaligen Zeit.

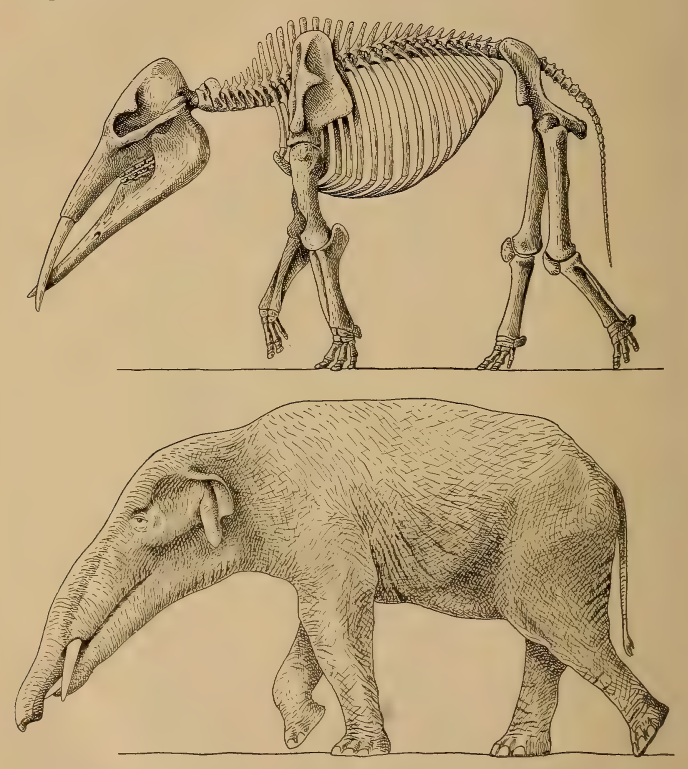


Fig. 139. Skelettrekonstruktion und Lebensbild auf Grundlage dieser Skelettrekonstruktion von Mastodon (Bunolophodon) angustidens, Cuvier, aus dem mittleren und oberen Miozän Europas. Vgl. Fig. 73 und 141.

Die gewaltigsten Landsäugetiere, die im mittleren Miozän die Sumpfwälder und Dschangel an den Ufern des „Leithakalkmeeres" bevölkerten, sind wohl die Mastodonten gewesen. Unter diesen Rüsseltieren treten uns hier zwei Arten entgegen: Mastodon (Bunolophodon) angustidens und Mastodon (Zygolophodon) tapiroides. Die erstgenannte Art ist als der unmittelbare Ahne des Mastodon longi-

rostris, die zweite als der Vorläufer von Mastodon Borsoni anzusehen, also von Arten, die wir bereits aus dem unteren Pliozän von Pikermi und von anderen Fundstellen der Hipparionenfauna Europas kennen gelernt haben.

Obwohl Mastodon angustidens zu den am längsten bekannten und häufigsten Großsäugetieren der Miozänzeit Europas gehört, so hatte man sich doch bis vor kurzem keine vollkommen befriedigende Vorstellung von dem Aussehen und der Körperhaltung, sowie von der Gangart dieses Rüsseltieres zu verschaffen gewußt. Man hat zwar wiederholt darauf hingewiesen, daß die Mastodonten in ihrem

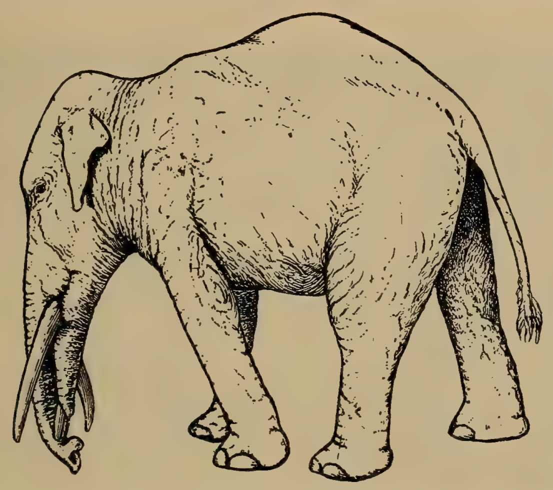


Fig. 140. Unrichtige Rekonstruktion des Lebensbildes von Mastodon (Bunolophodon) angustidens, Cuvier (vgl. Fig. 139). (Nach C. W. ANDREWS.) Die oberen Stoßzähne sind unrichtig gestellt, der Kopf zu steil gesenkt, der Körper zu hoch gestellt und zu kurz angenommen, wodurch die Ähnlichkeit mit dem lebenden Elefanten zu groß wird.

allgemeinen Habitus sehr elefantenähnlich gewesen sein müssen, hat aber doch anderseits betont, daß zahlreiche Unterschiede im Skelettbau vorliegen, die uns verbieten, Mastodon angustidens oder Mastodon tapiroides genau nach dem Schema des lebenden indischen oder afrikanischen Elefanten zu rekonstruieren. Am eingehendsten hat sich G. SCHLESINGER (1917) mit der Frage der Rekonstruktion der Mastodonten beschäftigt (2). Neuere Untersuchungen haben mich zu abweichenden Anschauungen (3) geführt (Fig. 139).

Bisher hatten die Dimensionen des Schädels bei dem von A. GAUDRY beschriebenen, im Museum des Jardin des Plantes in Paris aufgestellten Skelette aus dem Miozän von Seissans bei Simorre

in Frankreich als Grundlage für die Rekonstruktion der Größenverhältnisse zwischen dem Schädel und dem übrigen Skelett von Mastodon angustidens gedient. SCHLESINGER hat jedoch gezeigt, daß dieser Schädel der Hauptsache nach eine Fälschung sein dürfte, die nicht zur Täuschung der Forscher, sondern auf die Täuschung des museumbesuchenden Publikums berechnet gewesen sein dürfte. Solche Produkte der Atelierarbeit von „Rekonstrukteuren“ sollen ja bei dem großen Publikum den Eindruck erwecken, daß die Überreste des zur Schau gestellten „Ungeheuers“ der Vorwelt vollständiger erhalten sind, als dies leider in so vielen Fällen tatsächlich der Fall ist. Würden die ergänzten Teile schon durch ihre Farbe

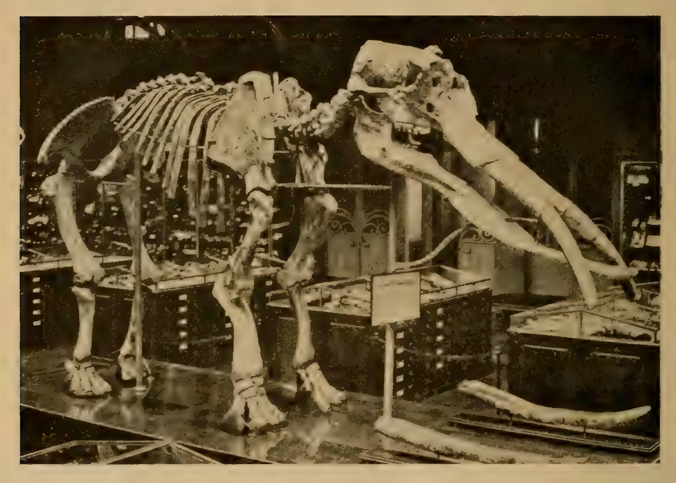


Fig. 141. Skelett von Mastodon (Bunolophodon) angustidens, Cuvier, aus dem Miozän von Simorre in Frankreich. Original im Muséum d'Histoire naturelle (Jardin des Plantes) in Paris. (Unrichtig rekonstruiert; vgl. Fig. 139.) (Nach R. S. LULL.)

als Ergänzungen jedermann ersichtlich sein, so würde zweifellos bei der großen Masse das Staunen, das ein derartiges stattliches Vorzeittier erweckt, wesentlich geringer sein, als wenn durch geschickte Täuschung der Eindruck hervorgerufen wird, daß das zur Schau gestellte Skelett nur von den Originalresten gebildet wird. Ich habe mich schon bei anderen Gelegenheiten gegen diese weitverbreitete Unsitte ausgesprochen (4) und sie, einstweilen, wie es scheint, noch erfolglos zu bekämpfen gesucht. Indessen kann nicht oft genug darauf verwiesen werden, daß eine solche, von den leitenden Kustoden der großen Museen geduldete oder begünstigte Fälschungsmethode nicht nur dem Ansehen der Paläozoologie Abbruch zu tun

geeignet ist, sondern auch eine bedeutende Schädigung der Forschung darstellt, da es in vielen Fällen nur sehr schwer möglich ist, nach Abkratzen der Farbe usw. die ergänzten Partien von den wirklich vorhandenen Resten zu unterscheiden. So ist es auch dem Fachmann nicht leicht möglich, sich eine genaue Kenntnis von dem Umfange der Ergänzungsarbeit zu verschaffen, die an dem berühmten Schädel des Mastodon angustidens im Jardin des Plantes ausgeführt wurde, bevor nicht das Skelett abmontiert und sorgfältig auf den Umfang der Fälschungen hin untersucht worden ist.

Durch die Untersuchungen SCHLESINGERS (2) über die Größenverhältnisse des Schädels zum übrigen Skelette des Mastodon angustidens (Fig. 141) sind jene Verhältnisse als richtig zu betrachten, die ich in der neuen Rekonstruktion des Tieres (3) zum Ausdrucke zu bringen versucht habe (Fig. 139, 73). Der Schädel stellt sich nunmehr als wesentlich länger dar, als dies in der ehemaligen von



Fig. 142. Schädel des dem Mastodon angustidens aus dem europäischen Miozän sehr nahestehenden Mastodon productus aus dem Miozän Nordamerikas. (Nach H. F. OSBORN.)

A. GAUDRY ausgeführten und in die meisten Lehrbücher und Populärschriften übergegangenen Rekonstruktion der Fall ist.

Der beste Schädelrest dieses Proboscidiers ist im Miozän von Texas gefunden worden; er wurde als Mastodon (Gomphotherium) productus beschrieben (142), stimmt aber in allen wesentlichen Merkmalen des Gebisses so weit mit dem europäischen Mastodon angustidens überein, daß an der nahen Verwandtschaft beider Arten kaum gezweifelt werden kann. Nach dem amerikanischen Rest können die fehlenden oder verdrückten Teile der bei den europäischen Exemplaren erhaltenen Schädel unschwer ergänzt werden. Es ergibt sich aus diesen Vergleichen die Tatsache, daß der Schädel verhältnismäßig sehr niedrig und der Schnauzenteil stark nach unten gebogen war, während das Hinterhaupt sehr steil zu den Condylen abfiel.

A. GAUDRY hatte dem Halsabschnitt des Schädels von Mastodon angustidens eine starke Aufwärtsbiegung gegeben und den Schädel mit stark geneigter Längsachse dargestellt. Diese Annahme fußte auf einer unrichtigen, vielleicht durch die Atelierarbeit des Präparators bedingten Orientierung der Condylen des Hinterhauptes. SCHLESINGER brachte in seiner Rekonstruktion den Schädel in die richtige Lage zum Halswirbelabschnitt; da er aber gleichfalls annahm, daß der letztere stark nach aufwärts gerichtet war, so erhielt dadurch der Schädel eine fast horizontale Achsenstellung. Eine ähnliche Stellung wie in der SCHLESINGERschen Rekonstruktion weist auch der Schädel in der plastischen Rekonstruktion von F. KOENIG auf, während die Rekonstruktion von CH. R. KNICHT für den als Mastodon productus beschriebenen Rest eine steilere Neigung nach unten annimmt. Nach G. SCHLESINGER würde die in seiner Rekonstruktion zur Darstellung gebrachte Haltung mit fast horizontal verlaufender Schädelbasis der normalen Haltung und der Ruhestellung entsprechen; die „locker vorgestreckte" Haltung des Schädels ist nach ihm durch die starke Entwicklung des Ligamentum nuchae ermöglicht, das als sehr kräftiges Doppelband den Schädel festhielt und für welches zwei sehr tiefe Gruben als Ansatzstellen an der Hinterwand des Schädels bestimmt waren.

Die Krümmung des Halswirbelabschnittes nach oben, wie sie die lebenden Elefanten zeigen, ist jedoch für Mastodon angustidens nicht als wahrscheinlich anzunehmen. Die Aufwärtsbiegung steht im Zusammenhang mit der Verkürzung der Körper der Halswirbel bei den lebenden Elefanten; sie ist ferner bedingt durch die zunehmende Schwere und Länge der Stoßzähne, die einen gewaltigen Zug nach unten ausüben, dem durch die Aufwärtsbiegung des Halses und die Höhenzunahme des von Luftzellen erfüllten Schädeldaches begegnet wird. Dies kommt besonders deutlich beim Mammut der Eiszeit zum Ausdruck; hier ist, wie wir schon früher gelegentlich der Schilderung des Tierlebens der Gegend von Krems während der Eiszeit gesehen haben, der Schädel viel höher als der des lebenden indischen Elefanten und um vieles höher als der Schädel des afrikanischen Elefanten; der Schädel ist aber in dem hoch aufsteigenden Teile nicht massiv, sondern von zahlreichen Luftzellen erfüllt. An der infolge des Höhenwachstums des Schädels stark in die Höhe gezogenen Hinterhauptswand setzen sich die außerordentlich starken Nackenmuskeln des indischen Elefanten und des Mammuts an, die bei Mastodon angustidens unvergleichlich schwächer entwickelt gewesen sind.

Ein weiterer wesentlicher Unterschied gegenüber den Elefanten, der auf das Gesamtbild bestimmend einwirkt, ist die Länge des

Halses bei Mastodon angustidens. Beim indischen Elefanten und ebenso beim afrikanischen, aber auch schon beim Mammut und bei den anderen quartären und pliozänen echten Elefanten ist der Hals sehr stark verkürzt. Auch der mittelpliozäne Mastodon arvernensis zeigt einen im Vergleiche mit Mastodon angustidens bedeutend verkürzten Halsabschnitt. Dieses Merkmal sowie die geringe Höhe der Hinterwand des Schädels bei Mastodon angustidens sprechen mit aller Entschiedenheit dafür, daß der Hals nicht nach oben gebogen war, sondern fast horizontal verlief, wenn sich das Tier in normaler Stellung, also entweder im Stand oder auf dem Marsche befand. Daraus ergibt sich von selbst die Kopfhaltung für das Tier, wie ich sie in den beiden hier mitgeteilten Rekonstruktionen dargestellt habe.

Der stärkste Gegensatz zwischen dem Schädel eines lebenden Elefanten und Mastodon angustidens liegt jedoch nicht so sehr in der Kürze des Halses und der Kopfhaltung, sondern vor allem in der außerordentlichen Länge des Unterkiefers. Die Unterkiefersymphyse ist sehr lang und an ihrem Ende stehen zwei sich zu einer Schaufel zusammenschließende, funktionelle Stoßzähne, so daß dieser Proboscidier im ganzen noch vier funktionelle Stoßzähne besaß, während bei den lebenden Elefanten nur mehr die beiden oberen Schneidezähne entwickelt sind. Die Länge des Unterkiefers gibt dem Schädel bis zu einem gewissen Grade ein dem Tapir ähnliches Aussehen, aber im Vergleiche zu diesem ist der Schädel von Mastodon angustidens bedeutend länger. Der Rüssel lag auf dem Unterkiefer zwischen den mehr oder weniger klaffenden oberen Stoßzähnen. Schon durch die Länge des Unterkiefers und die Haltung des Rüssels ergibt sich somit ein von den lebenden Elefanten durchaus verschiedenes Bild.

Daß Mastodon angustidens die am Unterende des enorm verlängerten Unterkiefers stehenden Stoßzähne als eine Art Pflug oder Hebel benützte und daß die unteren Zähne bei der Nahrungsaufnahme eine sehr wichtige Rolle spielten, steht wohl außer Zweifel. Der dicke Rüssel unterstützte den Unterkiefer beim Wühlen und Graben im weichen Waldboden. Wir sehen hier die unmittelbare Ahnenform des unterpliozänen Mastodon longirostris der Pikermifauna vor uns, bei dem der Unterkiefer zwar noch die beiden Stoßzähne trug, aber doch schon sehr stark verkürzt war; diese Reduktion des Unterkiefers mußte dazu führen, daß der schon bei der Ahnenform Mastodon angustidens enorm verlängerte Rüssel buchstäblich zwischen den oberen Stoßzähnen durchfiel und zum Boden herabhing. Dies erklärt die eigentümliche Haltung und Länge des Elefantenrüssels in vollkommen klarer Weise. Bei den jüngeren Mastodonten wie

bei dem Nachkommen von Mastodon longirostris, dem Mastodon arvernensis des Mittelpliozäns, ist die Reduktion des Unterkiefers und der unteren, nun ganz funktionslos gewordenen Stoßzähne noch weiter vorgeschritten und es bildet sich also noch innerhalb des Kreises der Mastodonten der Typus heraus, den wir bei den lebenden Elefanten kennen. Die oberen Stoßzähne von Mastodon angustidens waren nicht, wie dies bei den lebenden Elefanten der Fall ist, nach oben gebogen oder, wie bei den hochgradig spezialisierten Arten Elephas primigenius und E. Columbi, spiralig nach außen und oben eingerollt, sondern waren meist nach unten und ein wenig nach außen gerichtet und unterstützten den Unterkiefer und den Rüssel beim Graben und Wühlen.

Die Backenzähne erinnern in der allgemeinen Anordnung der Höcker in hohem Grade an Schweinemolaren und können daher, wie wir schon früher bei der Besprechung von Mastodon longirostris erörtert haben, als Backenzähne von „suidem" Typus bezeichnet werden. Ihre Funktion war im wesentlichen die des Zerquetschens und Zermahlens der Nahrung und sie unterscheiden sich durch die Anordnung der Höcker sehr bestimmt von dem Molarentypus, den wir z. B. bei Mastodon Borsoni (Fig. 81) antreffen, dessen Backenzähne deutliche und scharf ausgebildete Querjoche tragen und dadurch an den Molarentypus der Tapire erinnern; man kann daher diesen Molarentypus der zweiten Gruppe der Mastodonten als den „tapiroiden" bezeichnen, wie er z. B. auch bei Mastodon americanus auftritt (Fig. 143).

Die tapiroide Reihe der Mastodonten ist schon im Miozän durch eine Art vertreten, die zwar gleichfalls weit verbreitet war und ebenso wie Mastodon angustidens nicht nur in Europa, sondern auch in Nordamerika (in den Ticholeptus-Beds in Montana) gefunden worden ist; aber diese Art, die als Mastodon tapiroides unterschieden wird, tritt doch stark hinter M. angustidens an Häufigkeit zurück. Mastodon tapiroides ist der Vorläufer des pliozänen Mastodon Borsoni, aus dem sich wahrscheinlich Mastodon americanus entwickelt hat. Die Verschiedenheiten der Molarenform bei der Reihe Mastodon angustidens → M. longirostris → M. arvernensis einerseits (suide Reihe) und der Reihe Mastodon tapiroides → M. Borsoni → M. americanus andererseits (tapiroide Reihe) sind dadurch zum Ausdruck zu bringen versucht worden, daß die erstere zur Untergattung Bunolophodon, die zweite zur Untergattung Zygolophodon zusammengefaßt wurde.

Unterscheiden sich nach dem Gesagten die tertiären Mastodonten durch die Charaktere der Zähne, die Schädelform, Kopfhaltung usw. sehr bestimmt von den Elefanten, so besteht dagegen

in der Stellung und Haltung der Gliedmaßen eine weitgehende Übereinstimmung zwischen den beiden Gruppen. Von einigen Autoren ist auf die Ähnlichkeit in der Haltung der Gliedmaßen hingewiesen worden, ohne daß jedoch die rekonstruktiven Konsequenzen aus dieser Auffassung gezogen worden wären, da sich die Mastodonrekonstruktionen durch eine gänzlich verfehlte Haltung der oberen und unteren Gliedmaßenabschnitte auszeichnen und in dieser Hinsicht nur sehr wenig voneinander unterscheiden. Andere Autoren, wie G. SCHLESINGER, haben darauf hingewiesen, daß sich die

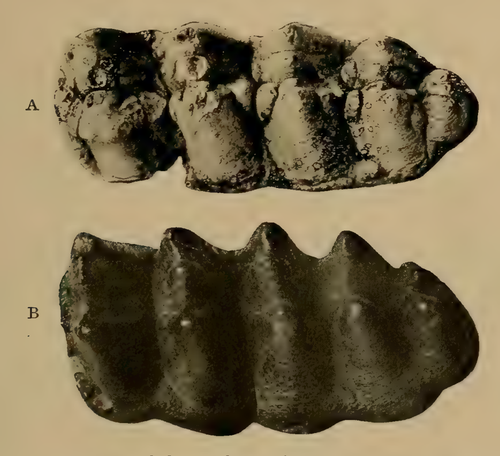


Fig. 143. A Letzter unterer linker Molar ($M_{\overline{3}}$) von Bunolophodon angustidens, Cuvier, aus der miozänen Braunkohle von Repovica bei Konjica in der Herzegowina. — Zahnlänge 165 mm. (Nach A. HOFMANN, 1909.)

B Letzter oberer Molar ($M_{\underline{3}}$) von Zygolophodon americanus, Cuvier, aus dem Plistozän von Towson in Maryland. — Zahnlänge 180 mm. (Nach F. A. LUCAS, 1906.)

Mastodonten, insbesondere Mastodon angustidens, in der Gangart und Haltung der Extremitäten von den lebenden Elefanten unterschieden und daß Mastodon angustidens, wie SCHLESINGER eingehend darzulegen versucht hat, keineswegs digitigrad war wie die lebenden Elefanten, die auf den Spitzen ihrer verkümmerten Finger auftreten und einen gewaltigen Sohlenpolster besitzen, der ihnen den weichen und lautlosen Gang ermöglicht, sondern daß Mastodon angustidens noch als eine plantigrade Type zu bezeichnen ist. Diese Auffassung hat G. SCHLESINGER auch in seiner Rekonstruktion des Tieres zum Ausdrucke gebracht.

Ein Vergleich der Gliedmaßenformen der Mastodonten und Elefanten zeigt jedoch, daß in beiden Gruppen das Stärkeverhältnis

zwischen Hand und Fuß (Fig. 144) und ebenso zwischen Ulna und Radius im Unterarm dasselbe ist. Bei den Huftieren ist sonst in der Regel die Hinterextremität viel stärker als die vordere, da sie

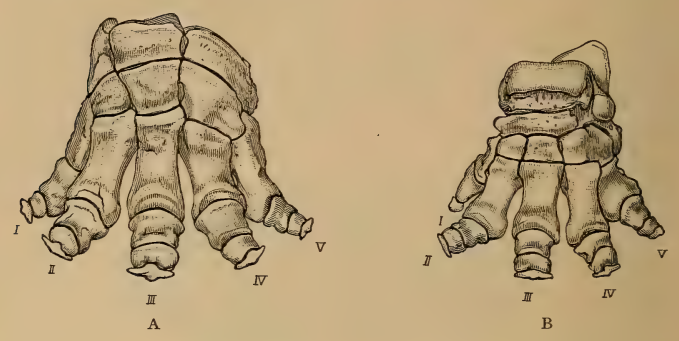


Fig. 144. A Hand, B Fuß von Elephas. — Vgl. Fig. 215. (Nach O. C. Marsh.)

die Hauptlast des Körpers zu tragen und die Hauptaufgabe bei der Lokomotion zu übernehmen hat; damit steht auch in Zusammenhang, daß die hintere Extremität der vorderen in der Spezialisation, z. B.



Fig. 145. Rekonstruktion des Skelettes von Arsinoitherium Zitteli, Beadnell, aus dem Unteroligozän von Birket-el-Qurun, Fayûm, Aegypten. $^1/_{32}$ der natürlichen Größe: die Länge des Schädels, von den Hinterhauptscondylen bis zur Spitze der Schädelzapfen gemessen, beträgt 109,4 cm. (Nach Ch. W. Andrews.)

in der Reduktion funktionslos werdender Seitenzehen, vorauszueilen pflegt. Bei den lebenden Elefanten besteht dagegen das entgegengesetzte Verhältnis zwischen der vorderen und hinteren Extremität,

da in diesem Falle der Arm bedeutend stärker als das Hinterbein und die Hand viel kräftiger und größer ist als der Fuß, was schon im allgemeinen Habitus auffällt. Dieses Verhältnis zwischen Arm und Hinterbein, Hand und Fuß findet sich sonst nur noch in den Stämmen der erloschenen Embrithopoda aus dem unteren Oligozän Ägyptens, die durch die Gattung Arsinoitherium (Fig. 145) aus dem Oligozän des Fayûm vertreten sind, bei den gleichfalls erloschenen Amblypoden aus dem Eozän Nordamerikas, wie bei der Gattung Uintatherium (Fig. 146) und endlich bei den großen Titanotheriiden, z. B. Megacerops robustus (Fig. 147). Sowohl bei den Elefanten als auch bei den Embrithopoden, Amblypoden und Titanotheriiden zeigt



Fig. 146. Rekonstruktion des Lebensbildes von Uintatherium laticeps, Marsh, ein Amblypode aus den Bridger Beds (Mitteleozän) von Wyoming. Bulle im Vordergrund, Kuh im Hintergrund. Rekonstruiert auf Grundlage von Originalen in den Museen der Yale und Princeton University. (Nach W. B. SCOTT.)

sich aber im Stärkeverhältnisse der beiden Unterarmknochen noch eine weitere, bei der Hauptmasse der Huftiere sonst nicht zu beobachtende Eigentümlichkeit, die darin besteht, daß die Ulna bedeutend stärker entwickelt ist als der Radius, während sonst das umgekehrte Verhältnis vorliegt und die Ulna reduziert erscheint. Bei den an das Schnellaufen in vorgeschrittenem Grade angepaßten Huftieren ist die Ulna sogar bis auf dürftige Reste des proximalen Abschnittes, nämlich der Region des Olecranon in der Gegend des

Ellbogengelenkes, reduziert worden. Die Hauptlast wird in diesen Fällen allein vom Radius getragen.

Dieses abweichende Stärkeverhältnis der beiden Unterarmknochen beruht darauf, daß, wie die Untersuchung des Armbaues der lebenden Elefanten zeigt, der Hauptdruck nicht durch den Radius, sondern durch die Ulna geht. Damit steht in Zusammenhang, daß die beiden Hauptabschnitte des Armes — Oberarm und Unterarm — bei den Elefanten während des ruhigen Stehens keinen nach vorne offenen, sondern einen nach hinten geöffneten Winkel miteinander einschließen. Dabei erscheint, wie wir dies schon früher bei der Besprechung der Gliedmaßenstellung des Mammuts erörtert

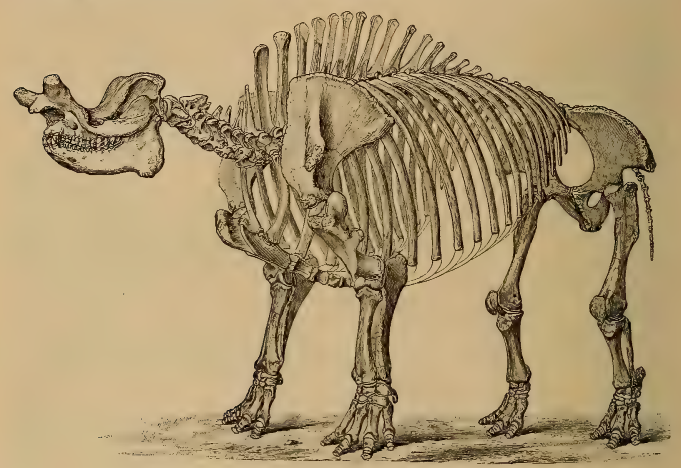


Fig. 147. Skelett von Megacerops robustus, Marsh, ein von O. C. Marsh im Unteroligozän Dakotas (White River Beds, Titanotheriumzone) 1874 entdeckter Titanotheriide. Ungefähr $^1/_{40}$ der natürlichen Größe. (Nach O. C. Marsh.)

haben, das Ellbogengelenk leicht luxiert; in dem Momente, da sich die beiden Hauptabschnitte des Armes beim Schreiten derart untereinander stellen, daß die Achse des Oberarmes mit der des Unterarmes fast zusammenfällt und die Extremität senkrecht zur Horizontalebene orientiert erscheint, stößt das hintere Ende der unteren Gelenkrolle des Oberarmknochens an das Olecranon der Ulna und gleitet nun, wie das am lebenden Tiere deutlich zu beobachten ist, nach vorne um einen geringen Betrag aus dem Gelenk heraus, so daß das Gelenk leicht „verknöchelt“ oder luxiert wird.

Bei den Mastodonten sind nun folgende Merkmale mit denen der lebenden Elefanten hinsichtlich des Armbaues durchaus übereinstimmend: Hand größer als Hinterfuß, Ulna stärker als Radius.

Daraus ergibt sich, wie ich schon an anderer Stelle eingehend dargelegt habe, daß die Armstellung der Mastodonten mit jener der lebenden Elefanten durchaus übereingestimmt haben muß. Es sind daher alle Rekonstruktionen, in denen die beiden Hauptabschnitte der Vordergliedmaßen gegeneinander in derselben Winkelstellung dargestellt wurden, wie z. B. bei einem Nashorn oder Tapir, unrichtig. Durch die elefantenartige Orientierung des Oberarmes und Unterarmes in der Rekonstruktion eines Mastodonten, z. B. des Mastodon angustidens, wird aber die allgemeine Übereinstimmung des Gesamthabitus mit dem eines lebenden Elefanten sehr groß. Daß diese Übereinstimmung früher nicht erkannt worden ist, scheint wohl darauf zu beruhen, daß sich die Präparatoren, denen die Aufstellung der verschiedenen Mastodonskelette in den Museen übertragen wurde, an die Skelettmontagen der in den großen Museen aufgestellten rezenten Elefantenskelette zu halten pflegten; diese Skelette sind aber durchwegs unrichtig aufgestellt und haben daher zu einer ganz falschen Orientierung der Gliedmaßenabschnitte der Mastodonten geführt. Daß die Skelettmontagen, wie sie in den verschiedenen großen Sammlungen zur Schau gestellt erscheinen, fehlerhaft sein müssen, ergibt sich sehr leicht, wenn man es versucht, über der Photographie eines derartig montierten Skelettes die Muskulatur einzuzeichnen. Dann wird sofort klar werden, daß die übliche Armstellung der „Museumselefanten“ eine ganz unmögliche und unnatürliche ist, ja sogar geradezu den Eindruck einer Karikatur macht (Fig. 141).



Fig. 148. Zahn von Dinotherium bavaricum, H. von Mey., aus dem mittleren Miozän des Wiener Beckens (Leithagebirge). Original im naturhistorischen Staatsmuseum in Wien. $^7/_8$ der natürlichen Größe.

Die Mastodonten sind Bewohner der sumpfigeren Teile der Miozänwälder Europas gewesen. Beide Arten, die im österreichischen Miozän auftreten, Mastodon (Bunolophodon) angustidens und Mastodon (Zygolophodon) tapiroides, waren relativ große Tiere, die an Körperhöhe dem lebenden indischen oder afrikanischen Elefanten nicht nachstanden. Dagegen ist ein anderes Rüsseltier, das mit den Mastodonten zusammen in den Sumpfwäldern der damaligen Zeit lebte, ein relativ kleines Tier gewesen; diese Art gehört der Familie der Dinotheriiden an und ist seit langer Zeit unter dem Namen

Dinotherium bavaricum bekannt (Fig. 148). Diese Art stand an Körpergröße weit hinter Dinotherium giganteum zurück, das im unteren Pliozän in Europa weit verbreitet war (Fig. 82), während das kleine, miozäne Dinotherium bavaricum (Fig. 203) viel seltener gewesen zu sein scheint. Das Skelett dieser kleinen Art ist unvollständig bekannt (5), doch scheint es in den Hauptzügen mit dem des großen Dinotherium giganteum aus dem unteren Pliozän übereinzustimmen. Auch für Dinotherium giganteum werden wir wohl eine analoge Gliedmaßenstellung wie für die Mastodonten anzunehmen haben. Daß nach dem über die Gliedmaßenstellung der Mastodonten Gesagten nicht mehr der Standpunkt aufrecht zu halten ist, daß diese Tiere in der Miozänzeit noch eine fast plantigrade Stellung der Metapodien gehabt haben, wie sie von G. SCHLESINGER angenommen wurde, dürfte nach den Ausführungen über die gegenseitigen Beziehungen zwischen Oberarm und Unterarm vollkommen klar geworden sein. Auch Dinotherium werden wir sonach als einen digitigraden Typus rekonstruieren dürfen, dessen Sohlenflächen in Hand und Fuß ein großes, elastisches Sohlenpolster aus Bindegewebe wie die lebenden Elefanten trugen.

Unter den Großtieren des miozänen Sumpfwaldes Österreichs reihen sich an die Mastodonten und das kleinere Dinotherium bavaricum die verschiedenen Nashörner an.

Obwohl bereits eine größere Zahl fossiler Nashornreste aus den Miozänbildungen Österreichs vorliegt, so ist ihre systematische Unterscheidung doch noch nicht befriedigend durchgeführt. In der Zuweisung der einzelnen Arten zu den verschiedenen Hauptgattungen der tertiären Nashörner bestehen bedeutende Gegensätze zwischen den Auffassungen der Forscher, die sich die Bestimmung der miozänen Nashörner Österreichs zur Aufgabe gestellt haben. Diese großen Gegensätze beruhen, wie es scheint, nicht so sehr darauf, daß das vorliegende Material zur Entscheidung dieser Fragen nicht ausreicht oder dazu überhaupt ungeeignet ist, sondern darauf, daß in der Regel die Bearbeitung einer lokalen Fauna das Ziel der Untersuchungen gebildet hat, so daß die Beziehungen zu den außerösterreichischen Arten und Gattungen gerade nur so weit zur Erörterung gelangten, als dies zur „Bestimmung" der einzelnen Reste erforderlich war. Auch hier tritt uns wie auf so vielen anderen Gebieten der Paläontologie der schädliche Einfluß der Faunenstudien hemmend entgegen, während monographische Studien über die miozänen Nashörner Europas einstweilen noch vollständig fehlen. Faunenstudien sind zwar der erste Weg zur Erforschung der Tierwelt eines bestimmten Zeitalters, aber sie sind eben nur Vorarbeiten provisorischen Charakters, die nicht als ein Abschluß betrachtet werden dürfen. Daß sie aber

mitunter nicht einmal als eine zuverlässige Vorarbeit für monographische Untersuchungen anzusehen sind, scheint der Versuch einer kritischen Sichtung der alttertiären Rhinocerotiden Europas, den ich vor längerer Zeit durchgeführt habe, recht deutlich gezeigt zu haben (6). Aus diesem sehr unbefriedigenden Zustand unserer Kenntnisse von den tertiären Rhinocerotiden im allgemeinen erklärt sich auch, weshalb wir über die systematische und phylogenetische Stellung der verschiedenen miozänen Nashörner Österreichs einstweilen noch so unvollkommen unterichtet sind.

Die Merkmale, welche zur systematischen Unterscheidung der tertiären Rhinocerotiden herangezogen zu werden pflegen, liegen in den Ausbildungsformen der oberen Backenzähne. Neben diesen in erster Linie wertvollen Charakteren kommen die Schädelmerkmale, wie Fehlen oder Vorhandensein der Hornzapfen usw. weniger in Betracht, da wir einstweilen nur sehr wenige Reste von Nashornschädeln aus dem Miozän kennen und danach trachten müssen, zunächst aus den Zähnen ein Urteil über die spezifischen Unterschiede zu gewinnen, welche die überwiegende Mehrzahl aller bisher vorliegenden Nashornreste aus dem Tertiär bilden und auch aus dem Grunde für eine Unterscheidung der Arten und Gattungen besonders geeignet sind, weil im Gebisse die Spezialisationen der Säugetiere im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung am deutlichsten zur Geltung kommen.

Nach den bisher vorliegenden Untersuchungen, die aber, wie gesagt, einen durchaus provisorischen Charakter tragen, haben wir drei Gruppen von Nashörnern im österreichischen Miozän zu unterscheiden.

Die erste Gruppe wird durch eine Art vertreten, die zur Gattung Aceratherium gestellt wird. Dies ist Aceratherium tetradactylum, so nach dem Vorhandensein eines kurzen, dünnen, vierten Fingers genannt, der den höher spezialisierten Nashörnern des nordamerikanischen Oligozäns bereits fehlt, ebenso wie allen spätertertiären Nashörnern, aber vielleicht noch bei dem unterpliozänen Nachkommen von Aceratherium tetradactylum, dem A. incisivum, zuweilen als Rudiment vorhanden sein könnte, was bisher noch nicht mit Sicherheit aufgeklärt ist. Wie schon der Gattungsname zum Ausdrucke bringt, haben diesem miozänen „Nashorn" die Hörner gefehlt, was aus dem Fehlen der sonst als Hornbasen dienenden Knochenpolster mit Sicherheit zu erschließen ist. Aceratherium tetradactylum war etwas kleiner als das unterpliozäne A. incisivum und unterscheidet sich von diesem durch den Besitz eines Basalwulstes an der Innenseite der oberen Molaren; bei der großen Variabilität dieses Schmelzwulstes ist aber diesem Merkmal kein besonderes Gewicht beizulegen,

so daß die morphologischen Unterschiede zwischen diesen beiden, wie es scheint, enge verbundenen Arten nur sehr unbedeutend sind. Bei einigen Resten, die wohl zu Aceratherium tetradactylum gehören und die aus dem Miozän von Göriach in Steiermark stammen, fehlen übrigens diese angeblich für A. tetradactylum bezeichnenden Schmelzwülste auf der Innenseite der Molaren gänzlich, was bei dem rudimentären Charakter dieser Bildung nicht weiter zu verwundern ist. Inwieweit hier individuelle Variationen in Frage kommen, muß erst durch eingehendere Untersuchungen ermittelt werden.

Obwohl die Unterschiede zwischen Aceratherium tetradactylum und A. incisivum nur sehr unbedeutender Natur sind und im wesentlichen auf den Unterschied der Körpergröße beschränkt bleiben, so ist doch an der Trennung beider Arten festzuhalten. Das unterpliozäne A. incisivum war eine Steppenform, das miozäne A. tetradactylum dagegen eine ausgesprochene Sumpfwaldform. Bei A. incisivum treten ferner zum ersten Male innerhalb des Kreises der Aceratherien Hörner auf.

Sind wir also über dieses Nashorn aus dem Miozän Österreichs einstweilen noch sehr ungenügend unterrichtet, so ist das in noch höherem Grade bei einer zweiten Nashornart der Fall, die als Brachypotherium brachypus unterschieden wird.

Früher ist diese Art ebenso wie „Rhinoceros“ aurelianensis und „Rhinoceros“ Goldfussi — ersteres aus dem Miozän, letzteres aus dem Unterpliozän — zu der aus dem Tertiär Nordamerikas bekannten Gattung Teleoceras gestellt worden. Indessen ist es noch keineswegs sichergestellt, ob die bisher zu der Gattung Teleoceras gestellten europäischen Rhinocerotiden dieser Gattung eingereiht werden dürfen und es wird sich daher empfehlen, vor Klarstellung dieser Beziehungen die europäischen Arten in der von Roger aufgestellten Gattung Brachypotherium zu vereinigen.

Die dritte Gruppe von Rhinocerotiden aus den österreichischen Miozänablagerungen gehört der Gattung Ceratorhinus an. Die häufigste Art scheint Ceratorhinus sansaniensis (Fig. 149) gewesen zu sein; wenigstens liegen von ihr verhältnismäßig zahlreiche Reste vor. Die Art ist aus Ablagerungen Frankreichs von gleichem geologischem Alter, wie es die Leithakalkbildungen und die braunkohlenführenden Schichten Österreichs besitzen, durch gute Reste bekannt und die Zugehörigkeit der österreichischen Reste zu dieser Art steht nach den bisherigen Untersuchungen nicht in Frage. Mit dieser Art sind auch nach den Studien, die F. Bach über die miozänen Nashörner Steiermarks durchgeführt hat, die früher als „Rhinoceros“ austriacus beschriebenen Exemplare zu identifizieren. Auch eine zweite, zuerst aus dem Miozän Frankreichs beschriebene

Art, Ceratorhinus simorrenis, ist im Miozän Österreichs durch einige Reste vertreten.

Zu welcher Gruppe der Rhinocerotiden die Reste eines auffallend kleinen Nashorns zu stellen sind, das aus den Schichten von Göriach bekannt geworden ist, und das von verschiedenen Autoren mit dem kleinen Nashorn aus dem Miozän von Steinheim in Württemberg identifiziert wurde, ist noch durchaus unaufgeklärt. Zur Gattung Diceratherium scheint es nicht zu gehören.

Wir sehen also, daß im Miozän Österreichs mehrere Nashörner nebeneinander lebten, die sich in ihrem allgemeinen Habitus zum Teile nur dadurch von den lebenden Nashörnern unterschieden haben dürften, daß ihnen die Hörner fehlten, was für die Aceratheriumarten, aber nicht für die Arten der beiden anderen Gruppen gilt, die sich auch in dieser Hinsicht von den lebenden Nashörnern

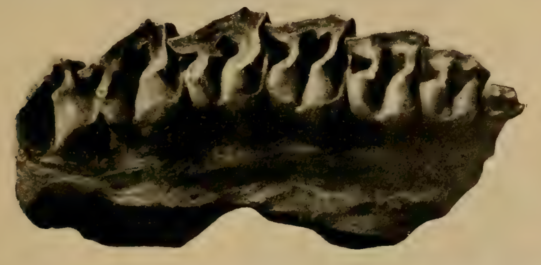


Fig. 149. Backenzahnreihe des rechten Oberkiefers von Ceratorhinus sansaniensis, Lartet, aus den mittelmiozänen, mediterranen Sanden von Ottakring in Wien. $^{3}/_{10}$ der natürlichen Größe. Original im naturhistorischen Staatsmuseum in Wien.

nicht durchgreifend unterschieden zu haben scheinen. Die morphologischen Unterschiede des Gebisses kommen ja im allgemeinen Habitus nicht zur Geltung, ebenso wie auch das Vorhandensein eines Rudimentes des vierten Fingers bei Aceratherium tetradactylum eine für den allgemeinen Habitus ganz belanglose Differenz darstellt. So wie die meisten lebenden haben wohl auch die miozänen Arten, wie schon ihr häufiges Vorkommen in den Schichten beweist, die als Waldmoorablagerungen anzusehen sind, wasserreiche Wälder bevorzugt und sich in den Lachen und Schlammpfützen ebenso gerne gesuhlt, wie es die lebenden Nashörner zu tun pflegen.

Ein weiteres Glied der miozänen Sumpfwaldfauna waren die Tapire. Nur wenige und dürftige Reste geben uns einen Aufschluß über die Angehörigen dieser alten Gruppe der Unpaarhufer. Die verschiedenen Arten, die in der Miozänzeit in Europa lebten (Tapirus Telleri von Göriach in Steiermark und „Tapirus" helveticus aus der Schweiz und Süddeutschland, vielleicht verschiedene Arten

umfassend) haben sich wahrscheinlich ebensowenig von den lebenden Arten in ihrem Gesamthabitus unterschieden, als dies bei den miozänen Nashörnern der Fall gewesen zu sein scheint, so daß wir zur Rekonstruktion des Lebensbildes eines miozänen Sumpfwaldes Österreichs an Bilder denken dürfen, wie sie die von Nashörnern

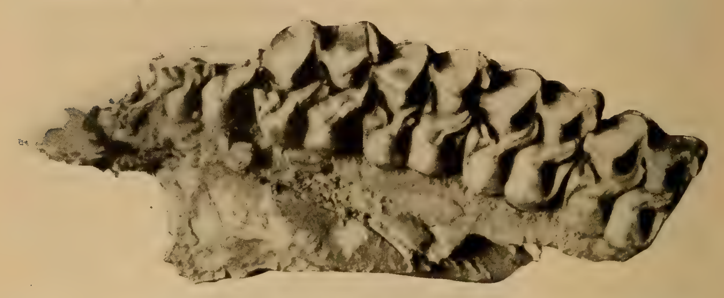


Fig. 150. Obere Backenzähne von Anchitherium aurelianense, Cuvier, aus der miozänen Braunkohle von Leiding bei Pitten in Niederösterreich. Original in der Geologischen Staatsanstalt in Wien. Natürliche Größe.

und Tapiren bewohnten Inseln des indomalayischen Archipels darbieten.

Dagegen muß Anchitherium aurelianense, das Pferd unserer europäischen Miozänwälder, ein von den lebenden Pferden sehr verschiedenes Aussehen besessen haben. Kommt auch die Verschiedenheit des Gebißtypus von Anchitherium aurelianense (Fig. 150) im Vergleiche zu den lebenden Wildpferden für den Gesamthabitus des Tieres nicht in Betracht, so war doch jedenfalls das Vorhandensein dreier funktioneller Zehen in Hand und Fuß ein das Gesamtbild des miozänen Waldpferdes bestimmendes Kennzeichen. Die Körpergröße von Anchitherium aurelianense schwankte zwischen der eines Pferdefohlens und eines Edelhirsches; wahrscheinlich war das Fell gestreift, wenn auch keineswegs in dem Maße wie bei den Zebras.

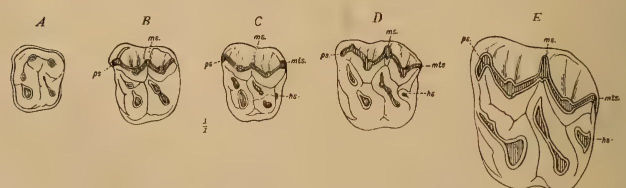


Fig. 151. Verschiedene Molarentypen tertiärer Equiden. (Stufenreihe, aber keine Ahnenreihe.)

A) Hyracotherium, Untereozän Europas.
B) Pachynolophus, Mitteleozän und Obereozän Europas.
C) Anchilophus, Mitteleozän und Obereozän Europas.
D) Mesohippus, Unteroligozän und Mitteloligozän Nordamerikas.
E) Anchitherium, Miozän Europas. (Nach H. F. Osborn.)

Das Vorkommen dieses Pferdes in den Braunkohlenbildungen von Pitten in Niederösterreich, Eibiswald, Göriach und Leoben in Steiermark, sowie in anderen Sumpfwaldablagerungen darf an und für sich noch nicht als ein zwingender Beweis dafür angesehen werden, daß dieses Pferd ein Sumpfwaldbewohner gewesen ist. Anchitherium scheint zwar ein Waldbewohner gewesen zu sein, der eine Lebensweise führte, die mit der unseres Rehwildes übereingestimmt haben dürfte, wie aus dem Gebißcharakter hervorgeht; die Backenzähne (Fig. 150, 151) waren keinesfalls zum Zermahlen der harten Steppengräser befähigt, wie dies bei Hipparion und den meisten jüngeren Equiden der Fall war. Aber wenn auch Anchitherium als ein Waldtier zu bezeichnen ist, so ist es doch nicht notwendigerweise ein Bewohner des Sumpfwaldes gewesen, in dem die Mastodonten, Dinotherien, Tapire und Nashörner heimisch waren, sondern hat die Wasserstellen wahrscheinlich nur zur Tränke aufgesucht. Anchitherium ist keinesfalls der Ahne der jüngeren Hipparionen der unteren Pliozänzeit, denen wir schon bei Besprechung der Pikermifauna begegnet sind, sondern stellt den letzten Vertreter eines blind endigenden Seitenastes der Equiden dar, der in Europa schon im oberen Miozän erlischt, aber in China noch zusammen mit Hipparion im unteren Pliozän gelebt hat. Diese chinesische Art (Fig. 152) unterscheidet sich im Zahnbaue fast gar nicht von dem europäischen Anchitherium aurelianense, war aber bedeutend größer und nähert sich, wie M. SCHLOSSER (7) dargelegt hat, in dieser Hinsicht am meisten dem aus dem Tertiär von Cerro di San Isidro bei Madrid stammenden Anchitherium Ezquerrae, das unter den europäischen Anchitherien das größte bisher bekannte ist. Ob es sich in diesen so sehr in der Körpergröße schwankenden Formen, die in der Art Anchitherium aurelianense vereinigt zu werden pflegen, nicht um verschiedene Rassen oder sogar selbständige Arten handelt, die auf der erreichten Spezialisationsstufe des Gebisses stehen geblieben und darum zugrunde gegangen sind, sollte einmal näher geprüft werden. Jedenfalls ist es sehr auffallend, daß bei den sonst im Equidenstamme zu beobachtenden Spezialisationssteigerungen des Gebisses innerhalb der Gattung Anchitherium vom unteren Miozän bis zum unteren Pliozän

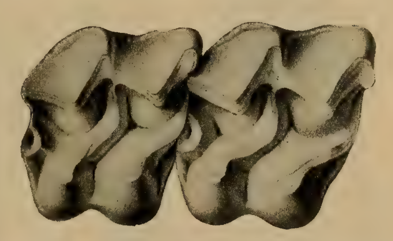


Fig. 152. Rechter oberer dritter und vierter Prämolar von Anchitherium Zitteli, Schlosser, aus den roten (wahrscheinlich unterpliozänen) Tonen der Provinz Schansi in China. Natürliche Größe. (Vgl. Fig. 150). (Nach M. SCHLOSSER.)

nicht die geringste Veränderung des Molarenbaues zu beobachten ist, so daß sich, nur vom Standpunkte des Gebißtyps aus betrachtet, die chinesische Form als nichts anderes wie als ein besonders großes Anchitherium aurelianense darstellt.

Aus den Lebensgewohnheiten der lebenden Equiden darf wohl die Schlußfolgerung ab-

Fig. 153. Procervus variabilis, Alex., aus dem Unterpliozän von Petrovierovka in Südrußland. *A* Schädel eines „Gablers" in $^1/_4$ der natürlichen Größe, *B* Geweihstange eines etwas älteren, *C* Geweihstange eines noch älteren Tieres; *B* und *C* in $^1/_5$ der natürlichen Größe. (Nach A. ALEXEJEW.)

geleitet werden, daß Anchitherium aurelianense keineswegs vereinzelt in den Wäldern der Miozänzeit lebte, sondern in großen Herden.

Zu den häufigsten Säugetierresten der österreichischen Miozänablagerungen gehören die verschiedenen Hirscharten, die damals die Wälder bewohnten. Sie stehen im Vergleiche zu den pliozänen (Fig. 153) und quartären Hirschen noch auf einer tiefen Entwicklungsstufe und unterscheiden sich von den jüngeren Hirschen namentlich dadurch, daß sie entweder überhaupt noch kein Geweih besitzen oder erst die Anfänge der Geweihbildung zeigen; sie gehören also dem Typus an, der sich gewissermaßen als miozänes Relikt bis in die Gegenwart gerettet hat; das ist der Muntjakhirsch (Cervulus), der heute Ostindien, Hinterindien und den indomalayischen Archipel, aber auch noch China und Tibet bewohnt und im Himalaya bis 3000 m emporsteigt. Das Wohngebiet der Muntjakhirsche ist waldiges Hügel- und Bergland, und zwar bevorzugen sie wasserreiche Gegenden. Das Gleiche gilt wohl auch für die verschiedenen fossilen muntjakartigen Hirsche der Miozänzeit.



Fig. 154. Geweih von Dicroceros furcatus, Hensel, aus dem oberen Miozän des Wiener Beckens (sarmatische Tegel von Heiligenstadt in Wien). — $^1/_2$ natürliche Größe. — Original im naturhistorischen Staatsmuseum in Wien.

Das wesentliche Kennzeichen der lebenden Muntjakhirsche ist der außerordentliche lange Rosenstock, auf dem ein sehr schräge nach hinten gerichtetes Geweih sitzt, das zuerst einfach ist und später einen Augensproß entwickelt; auch die Perlen werden mit zunehmendem Alter stärker. Bei den ältesten bisher bekannten Muntjakhirschen, die mit den lebenden zu der Unterfamilie der Cervulinen zusammengefaßt werden, war überhaupt noch kein Geweih vorhanden und dieses tritt zuerst im Miozän bei den beiden Gattungen Dicroceros und Lagomeryx auf, während die älteren Gattungen Amphitragulus und Dremotherium geweihlos waren. Außer der Spezialisationsstufe des Geweihes geben aber auch der Molarenbau und die Zahl

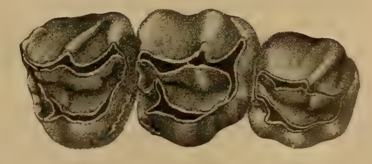


Fig. 155. Drei obere Prämolaren von Palaeomeryx eminens, H. von Meyer, aus dem Miozän von Steinheim in Württemberg. — Natürliche Größe. (Nach O. FRAAS.)

der unteren Prämolaren ein wichtiges Hilfsmittel zur Unterscheidung der verschiedenen Gattungen an die Hand. Bei der primitivsten Gattung, Amphitragulus, sind im Unterkiefer vier Prämolaren jederseits vorhanden, bei allen jüngeren dagegen nur mehr drei, da der vorderste rudimentär geworden ist. Ferner findet sich bei den sich um die Gattung Palaeomeryx gruppierenden miozänen Arten und Gattungen ein eigentümlicher Schmelzpfeiler an der Außenseite des vorderen Halbmondes der unteren Molaren, der unter dem Namen der „Palaeomeryxleiste" seit langem bekannt ist.

Unter den in Österreich in miozänen Ablagerungen gefundenen Muntjakhirschen sind die Arten der Gattung Palaeomeryx am häufigsten. Diese Muntjakhirsche waren geweihlos; sie erreichten ziemlich bedeutende Körpergröße, wie z. B. Palaeomeryx eminens. Palaeomeryx Kaupi und P. Bojani bleiben an Größe hinter P. eminens zurück.

Neben den großen, geweihlosen Palaeomeryxarten lebten mehrere kleine Arten. Eine derselben, Lagomeryx Meyeri, hatte ein kurzes Geweih, das entweder als „Spießergeweih" oder als „Gablergeweih" ausgebildet war; mehrere Arten der Gattung Dicroceros bevölkerten gleichfalls die miozänen Wälder Österreichs. Von diesen trug Dicroceros furcatus (Fig. 154) ein Geweih ohne Rose, das wahrscheinlich nicht abgeworfen wurde, während Dicroceros elegans sein Geweih, das eine wohlentwickelte Rose besaß, gewechselt zu haben scheint. Der primitivste Muntjakhirsch, der neben den Arten der Gattungen Palaeomeryx, Dicroceros und Micromeryx lebte, ist Amphitragulus Boulangeri aus Vordersdorf in Steiermark. Außer den hier genannten Arten sind verschiedene weitere Arten bekannt geworden, deren systematische Stellung innerhalb der Gattung Dicroceros einstweilen noch unsicher ist. Da in den Braunkohlenbildungen Steiermarks und an anderen Fundstellen der österreichischen Miozänablagerungen die Zähne der sich um Palaeomeryx (Fig. 155) gruppierenden Muntjakhirsche ziemlich häufig gefunden werden, so scheinen sie eines der wichtigsten Elemente der miozänen Landfauna Österreichs ebenso wie Mitteleuropas überhaupt gebildet zu haben, da sie auch an anderen Fundorten im Miozän Europas sehr häufig anzutreffen sind.

In den Dickichten am Ufer der Gewässer lebte ein dem lebenden afrikanischen Zwergmoschustier nahe verwandtes, kleines Tier, Dorcatherium, das in Mitteleuropa zur Miozänzeit weit verbreitet gewesen zu sein scheint, da wir Reste dieser Gattung aus Österreich, Deutschland (Fig. 156) und Frankreich kennen. Aus Steiermark sind drei Arten beschrieben worden, Dorcatherium Peneckei, D. crassum und D. Guntianum; die zweitgenannte Art findet sich auch in Süddeutschland (Fig. 157) und in Sansan in Frankreich,

die dritte in Deutschland. Das Aussehen dieses kleinen Traguliden dürfte wohl dasselbe gewesen sein wie das des lebenden Hyaemoschus aquaticus aus der afrikanischen Urwaldregion (Fig. 158).

Ein besonders interessantes und keineswegs seltenes, sondern an einzelnen Fundorten wie bei Leoben in Steiermark geradezu häufiges Faunenelement ist eine Antilope aus dem Stamme der erloschenen Pseudotraginen, die als Antilope cristata beschrieben wurde (8). M. SCHLOSSER hat sie mit mehreren verwandten fossilen Arten in der Gattung Eoceros vereinigt.



Fig. 156. Schädel von Dorcatherium crassum, Lartet, aus dem Miozän von Steinheim, in $^1/_2$ natürlicher Größe. Das Vorderende des Schädels ist stark beschädigt, hier sowie in der Augenhöhle und an der Schädelbasis sitzen noch Gesteinsreste. (Nach O. FRAAS.)

Wahrscheinlich war Eoceros cristatus ein Waldbewohner, und zwar scheint er besonders in den Bergwäldern heimisch gewesen zu sein. Seine Beziehungen zu den anderen Pseudotraginen aus dem Miozän Europas, von denen aus Sansan in Frankreich drei Arten (Eoceros clavatus, E. Martinianus und E. sansaniensis) beschrieben worden sind, konnten bei der schlechten Erhaltung der bisher vor-



Fig. 157. Bezahnung des Oberkiefers und des Unterkiefers von Dorcatherium crassum, Lart., aus dem Miozän von Steinheim in Württemberg. Natürliche Größe. (Nach O. FRAAS.)

liegenden Reste noch nicht befriedigend aufgeklärt werden. Auch in Leoben tritt neben Eoceros cristatus noch eine zweite Art auf, deren systematische Stellung bisher noch nicht ermittelt ist. Jedenfalls ist aber schon durch die bisher vorliegenden Funde der Beweis geliefert, daß bereits in der Bergwaldfauna der Miozänzeit Europas

Arten auftreten, die dem in späterer Zeit so außerordentlich formenreich in Europa vertretenen Stamm der Pseudotraginen angehören; die späteren Pseudotraginen sind wohl im Gegensatz zu den europäischen Miozänformen durchwegs Bewohner der Buschsteppe gewesen. Aller Wahrscheinlichkeit nach sind die Pseudotraginen, wie alle Cavicornier, zentralasiatischer Herkunft und die ersten im Miozän Europas auftretenden Arten sind als die ersten Auswandererwellen der in Innerasien zur Enfaltung gelangten reichen Hornträgerfauna anzusehen, die erst nach der Umwandlung des mitteleuropäischen Klimas zu einem Buschsteppenklima die ihr am meisten zusagenden Lebensbedingungen in Europa vorfand und nunmehr, im unteren Pliozän, in breiten Wellen Europa überflutete, von Südasien her in Afrika eindrang und hier noch heute in voller Blüte steht.

Die Arten der Gattung Eoceros unterscheiden sich voneinander namentlich durch die Form und Stellung der Hornzapfen. Bei



Fig. 158. Afrikanisches Zwergmoschustier, Hyaemoschus aquaticus, Ogilb. (Photographie von W. S. Berridge, London. — Aus M. Hilzheimer, Neubearbeitung von Brehms Tierleben, III. Band).

Eoceros sansaniensis steht das Gehörn sehr steil und erinnert dadurch an das der Gemsen; bei Eoceros Martinianus steht es weniger steil und ist bei E. cristatus, ebenso bei E. clavatus, sehr schräge nach hinten gerichtet. Ob übrigens die beiden letztgenannten Arten wirklich artverschieden sind, ist einstweilen eine noch offene Frage.

Außer Eoceros cristatus (Fig. 159) ist auch eine größere Pseudotraginenart, Protragoceros Chantrei, im Miozän Österreichs entdeckt worden, wie der Fund eines Hornzapfens in den sarmatischen Schichten von Mauer bei Wien (Fig. 160) beweist. Diese Art war bisher nur aus dem oberen Miozän Frankreichs bekannt und ist vielleicht mit einer bei Brüttelen in der Schweiz gefundenen Art identisch. M. Schlosser vermutet in ihr die Ahnenform der jüngeren Gattung Pachytragus (9).

In den Sumpfwäldern der Miozänzeit Österreichs trieben sich zahlreiche kleine und große Wildschweine herum, unter denen Listriodon splendens die stattlichste Art war und ungefähr die Größe eines schweren, fünfjährigen Keilers unseres Wildschweins (Sus scrofa) erreichte (Fig. 161). Die oberen Eckzähne dieses Schweines waren sehr dick, verhältnismäßig kurz und nach oben gebogen. Die Molaren zeigen durch die Ausbildung von zwei Querjochen eine auffallende Ähnlichkeit mit den Backenzähnen der Tapire, was jedoch nur als konvergente Anpassung an eine gleichartige Nahrungsweise zu bewerten ist; Listriodon splendens ist daher als ein Sumpfwaldschwein anzusehen.

Fig. 159. Unterkieferast und Hornzapfen von Eoceros cristatus, Biedermann, aus dem Miozän von Leoben in Steiermark. Natürliche Größe. (Nach A. Zdarsky.)



Fig. 160. Schädelzapfen von Protragoceros Chantrei, Depéret, aus den sarmatischen Schichten (Obermiozän) von Mauer bei Wien, in $^1/_2$ natürlicher Größe. Original im naturhistorischen Staatsmuseum in Wien.

Bedeutend kleiner war Hyotherium Soemmerringi, das etwa die Größe eines „Überläufers“, d. i. eines einjährigen Wildschweins, erreichte. Auch dieses Schwein ist ein Sumpfwaldbewohner gewesen; in den Braunkohlenbildungen Österreichs ist es fast überall anzutreffen. Eine zweite Art derselben Gattung ist Hyotherium simorrense, das zuerst aus Frankreich bekannt geworden ist.

Die kleinsten Wildschweine der miozänen Waldsümpfe Österreichs dürften Choerotherium sansaniense und Xenochoerus leobensis

gewesen sein. Choerotherium erreichte im erwachsenen Zustand etwa die Größe eines neugeborenen Ferkels und wurde zuerst, als vier zusammengehörige Unterkieferzähne dieses Tieres in den Miozänschichten von Steinheim in Württemberg gefunden wurden, von O. FRAAS infolge der Ähnlichkeit dieser Zähne mit Affenzähnen für den Rest eines Semnopitheciden oder Schlankaffen gehalten und



Fig. 161. Unterkiefer von Listriodon splendens, H. von Meyer, aus dem mittelmiozänen Leithakalk von Mannersdorf am Leithagebirge im Wiener Becken, in $^1/_8$ der natürlichen Größe. Original im Paläontologischen Institute der Wiener Universität. (Nach E. KITTL.) $I_{\bar{1}}$, $I_{\bar{2}}$ = erster bis zweiter Schneidezahn, C = Eckzahn, $P_{\bar{2}}$, $P_{\bar{3}}$, $P_{\bar{4}}$ = zweiter bis vierter Prämolar, $M_{\bar{1}}$, $M_{\bar{2}}$, $M_{\bar{3}}$ = erster bis dritter Molar; $P_{\bar{4}}$ eben im Durchbruche begriffen.

als Colobus grandaevus beschrieben (10). Umgekehrt ist jedoch ein Zahn aus den Bohnerzen von Salmendingen in Württemberg, den JAEGER als „Anoplotherium oder Dichobune leporinum“ bestimmt hatte und den STEHLIN (1899) für den Zahn eines Choerotherium hielt, nach M. SCHLOSSER der Lückenzahn eines Menschenaffen

(Dryopithecus) (11). Daraus wird die große Ähnlichkeit ersichtlich, die zwischen den Zähnen dieses kleinen Schweines und der gleichfalls omnivoren Affen besteht. Freilich ist es bei sorgfältiger Analyse der Merkmale dieser einander so ähnlichen Zähne doch möglich, selbst vereinzelt gefundene Zähne genau zu bestimmen. Xenochoerus leobensis schließt sich enge an Choerotherium an, besaß aber sehr eigentümlich gebaute, komplizierte Backenzähne.

Unter den größeren Waldtieren der österreichischen Miozänfauna muß aber noch ein Typus erwähnt werden, der in der Gegenwart kein Analogon besitzt. Das ist das fremdartige Macrotherium, ein naher Verwandter von Chalicotherium, das wir bei der Schilderung der Tierwelt aus dem Unterpliozän von Pikermi kennen gelernt haben. Während aber Chalicotherium ein Bewohner der Buschsteppe war, ist Macrotherium, wie ich vor kurzem eingehender zu begründen versucht habe (12), ein Waldtier gewesen, das gleichfalls nicht imstande war, mit seinen niedrigen und sehr einfach gebauten Backenzähnen eine harte Pflanzennahrung zu zerreiben, sondern sich wohl ausschließlich von weichen, saftigen Blättern, Knospen und Früchten ernährte. Die auffallend verlängerten Arme mochten dem Tiere als Hilfe gedient haben, mit Früchten behangene Zweige zu sich herabzuziehen. Das Vorhandensein von Macrotherium in der Miozänfauna des Wiener Beckens wird durch den Fund einer Phalange im Leithakalk bewiesen (Fig. 162).

Unter den Nagetieren, die sich in den Ablagerungen der steierischen Braunkohlensümpfe gefunden haben, ist an erster Stelle der größte Vertreter dieser Familie in der damaligen Zeit, der Sumpfbiber (Steneofiber Jaegeri) zu nennen. Das Gebiß dieses Bibers unterscheidet sich kaum von jenem des unterpliozänen Bibers und es scheint daher, daß diese Art die großen klimatischen Veränderungen, welche an die Wende der Miozän- und der Pliozänzeit fallen, ohne wesentliche Reaktion überdauert hat. Das Vorkommen von Steneofiber Jaegeri ist nicht nur aus dem Unterpliozän von Eppelsheim bei Mainz belegt, sondern auch aus dem Unterpliozän von Nikolsburg in Mähren, wo dieser Biber zusammen mit Chalicotherium Goldfussi, einer typisch unterpliozänen Art, auftritt. Eine zweite Sumpfbiberart aus dem steierischen Miozän ist Steneofiber minutus aus den Braunkohlenablagerungen von Göriach. Zwei Eichhörnchen (Sciurus göriachensis und Sciurus gibberosus) sowie ein Siebenschläfer (Myoxus Zitteli), endlich ein Hamster (Cricetodon) vervollständigen die bisher noch sehr dürftige Liste der Nagetiere aus dem österreichischen Miozänwald; zweifellos hat eine viel größere Zahl von Nagetierarten die Wälder bewohnt, aber die vorwiegend geringe Körpergröße dieser Tiere und die dadurch bedingte Schwierig-

keit ihrer Erhaltung sind die Gründe dafür, weshalb Nagerreste in diesen Bildungen so selten sind. Vielfach werden sie wohl auch beim Aufsammeln durch Arbeiter übersehen, denen begreiflicherweise die großen Knochen und Zähne der Mastodonten und Nashörner mehr auffallen als irgendein kleiner Mäusekiefer.

Aus denselben Gründen sind auch die Reste von Insektenfressern so selten; immerhin konnte die Anwesenheit eines Maulwurfes (Talpa minuta), einer Spitzmaus (Sorex styriacus) und zweier Igel (Erinaceus sansaniensis und Galerix exilis) in den steirischen Miozänablagerungen festgestellt werden.

Von Fledermäusen ist eine der Gruppe der Hufeisennasen (Rhinolophinae) angehörige Art (Rhinolophus Schlosseri) in Göriach entdeckt worden.



Fig. 162 A. Rekonstruktion von Macrotherium magnum, Lartet, aus dem Miozän von Sansan in Frankreich. Auf Grundlage des im Jardin des Plantes in Paris aufbewahrten Skelettes rekonstruiert. (Nach O. Abel, 1920.)

Daß ein so reiches Tierleben, wie es uns aus den erhaltenen Dokumenten entgegentritt, und das ja nur einen kleinen Ausschnitt der damaligen Tierwelt des Miozänwaldes darstellt, auch ein gewaltiges Heer von Raubtieren reichlich zu versorgen vermochte, wird durch die zahlreichen Funde verschiedener Carnivoren in diesen Schichten bewiesen.

Der furchtbarste Räuber der oberen Miozänzeit ist wohl Machairodus, der „Säbelzahn“ (ein Verwandter der Pikermiart) (Fig. 116), gewesen, der fälschlich in früherer Zeit mit den Tigern in engere Beziehung gebracht wurde, aber einem ganz selbständigen Stamm der Feliden, der Gruppe der Machairodontinen angehört, die sich, wie wir schon früher erörtert haben, durch eine von den echten

Katzen oder Felinen durchaus verschiedene Spezialisation des Gebisses unterscheiden. Aus dem Miozän Österreichs sind bis jetzt keine Reste von Machairodus bekannt, aber wir dürfen wohl vermuten, daß er in diesem Teile Mitteleuropas nicht gefehlt hat, sondern in den reichen Jagdgründen der sumpfigen Bergwälder ebenso auf Raub auszog, wie er dies in der Gegend von Steinheim tat. Von echten Katzen liegen aus Göriach die Reste zweier Arten vor (Felis turnauensis und Felis tetraodon); auch aus Leoben in Steiermark ist die erstgenannte Katzenart, freilich einstweilen nur durch einen einzigen Zahn, nachgewiesen. Eine sehr kleine Art, die als die „Katze von Voitsberg" in der Literatur bekannt ist, wurde ebenfalls in Steiermark gefunden.



Fig. 162 B. Grundphalange von Macrotherium magnum, Lartet, aus dem mittelmiozänen Leithakalk des Kaisersteinbruches am Leithagebirge (Wiener Becken). $^3/_5$ der natürlichen Größe. Original im naturhistorischen Staatsmuseum in Wien.

Die Zibethkatzen oder Viverren sind durch zwei, vielleicht durch drei Arten vertreten; sicher voneinander verschieden sind Viverra leptorhyncha und Viverra miocenica.

Die weitaus häufigsten Raubtiere der österreichischen Miozänwälder scheinen jedoch Wölfe und wolfsartige Tiere, kurz, Caniden im weiteren Sinne, gewesen zu sein; dafür spricht die relativ große Zahl der bisher aus diesem Gebiete bekannten Arten, wenn sie auch nur durch vereinzelte Reste belegt sind. Die größte Art, welche die Körpergröße des braunen Bären erreicht haben dürfte, war Amphicyon maior, der aus Süddeutschland und Frankreich durch gut-erhaltene Reste bekannt ist, aber in unserem Gebiete nur wenige Überreste hinterlassen hat. Die naheverwandte Gattung Pseudocyon, die gleichfalls zur Gruppe der Amphicyoninen gehört, ist durch Pseudocyon sansaniensis vertreten, vielleicht auch durch Pseudocyon bohemicus, der aus dem Miozän von Tuchorschitz in Böhmen und von Weisenau bei Mainz nachgewiesen ist und der möglicherweise — es handelt sich um fragliche Bestimmungen — auch in den alpinen Braunkohlensümpfen gejagt hat. Neben diesen Amphicyoninen erscheinen als Vertreter der Cynodontinen Dinocyon göriachensis und eine noch zweifelhafte Form. Eine monographische Bearbeitung der Carnivoren aus dem Tertiär Europas, die seit der klassisch gewordenen Arbeit SCHLOSSERs nicht mehr in Angriff genommen worden ist, würde vielleicht über diese Reste von einstweilen frag-

licher systematischer Stellung Klarheit bringen können. Die echten Hunde (Caninae) hatten in der oberen Miozänzeit Europa noch nicht erreicht und erscheinen erst in jüngeren Ablagerungen. Ebenso fehlen noch die großen Bären der jüngeren Tertiärzeit, die im Miozän der Steiermark durch den kleinen, nur etwas wolfsgroßen Ursavus brevirhinus vertreten werden.

Auch die Marder haben in den Wäldern reiche Jagdbeute gefunden; wir können bis jetzt mit Sicherheit zwei Arten aus dem Miozän Österreichs unterscheiden, Mustela gamlitzensis und Plesictis leobensis. Von Fischottern sind einzelne Reste bekannt, deren genauere Bestimmung noch zweifelhaft ist (Lutra Valetoni?, Lutra Lorteti?, Lutra dubia). Auch ein Dachs (Trochictis hydrocyon) und vielleicht noch eine zweite Art, die zuerst aus dem Miozän Frankreichs beschrieben wurde (Trochictis taxodon), sind aus den steirischen Miozänbildungen bekannt geworden und vervollständigen das Bild von dem Umfange der Carnivorenfauna der Waldgebiete dieser Zeit.



Fig. 163. *A* Gaumendach mit den Zähnen von Pliopithecus antiquus, Gervais, aus dem Miozän von Göriach in Steiermark, nach A. Hofmann; *B* die entsprechenden Schädelteile des Weißhandgibbons, Hylobates lar, L., lebend auf der malayischen Halbinsel und in Tenasserim. — Der Vergleich beider Figuren zeigt die nahe Verwandtschaft beider Arten. (Nach W. K. Gregory, 1916.)

Affenreste sind bisher nur aus den Leithakalkbildungen des Wiener Beckens (13) und aus der Braunkohle von Göriach in Steiermark (14) bekannt geworden Sämtliche Reste gehören den Menschenaffen oder Anthropomorphen an. Die Göriacher Funde beweisen die Anwesenheit eines Gibbons (Pliopithecus antiquus), der in zahlreichen Resten (Fig. 163) vorliegt; aus Neudorf an der March ist je ein Zahn eines großen, zur Gattung Dryopithecus gehörenden Menschenaffen (Dryopithecus Darwini (Fig. 164) und von Griphopithecus Suessi (Fig. 165) bekannt, die trotz ihrer Dürftigkeit eine sichere systematische Bestimmung zulassen, weil der Kronenbau der Affenzähne in der sehr charakteristischen Gruppierung der Höcker von den Zähnen aller anderer Säugetiere verschieden ist. Nur mit

den Mahlzähnen kleiner Suiden besteht eine oberflächliche Ähnlichkeit, die ja auch in früherer Zeit zu irrigen Bestimmungen geführt hat, aber bei genauerer Betrachtung verschwindet.

Während Pliopithecus antiquus den lebenden Gibbons sehr nahe steht und zuerst der Gattung Hylobates eingereiht worden ist,

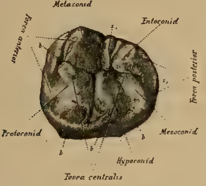


Fig. 164. Dryopithecus Darwini, Abel, ein Menschenaffe aus dem mediterranen Miozän (Leithakalkbildungen des Wiener Beckens) von Neudorf an der March. Letzter linker unterer Molar. *b* = das für den primitiven Zustand des Zahnes bezeichnete Basalband oder Cingulum, das dem an gleicher Stelle stehenden Molaren des Menschen fehlt. $^3/_2$ der natürlichen Größe. (Nach O. ABEL.)

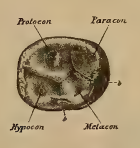


Fig. 165. Oberer linker Molar (erster oder zweiter) von Griphopithecus Suessi, Abel, aus dem Miozän von Neudorf an der March im Wiener Becken. — $^3/_2$ der natürlichen Größe. (Nach O. ABEL, 1902.)

gehören die beiden anderen Menschenaffenarten des österreichischen Miozäns der Gruppe der großen Anthropomorphen an, die durch den Schimpanse, Orang und Gorilla in der lebenden Tierwelt vertreten werden. Von Griphopithecus Suessi ist ebenso wie von dem aus dem Unterpliozän oder vielleicht obersten Miozän von Salmen-



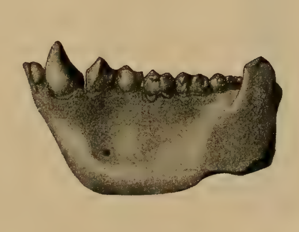


Fig. 166. Unterkiefer von Dryopithecus Fontani, Lartet, aus dem mittleren Miozän von St. Gaudens, Haute Garonne, Frankreich. $^1/_2$ natürliche Größe. Unterkiefer von links und von oben gesehen. (Nach A. GAUDRY.)

dingen beschriebenen Neopithecus Brancoi nur ein einziger Zahn bekannt, so daß ein Vergleich dieser beiden Arten mit den anderen, aus dem Miozän Europas und Indiens bekannten fossilen Anthropomorphen einstweilen nur in sehr beschränktem Maße möglich ist; hingegen liegen von der Gattung Dryopithecus nicht nur zahlreiche einzelne Zähne, sondern auch der Unterkiefer (Fig. 166) vor. Schon

1820 wurde im Unterpliozän von Eppelsheim bei Mainz ein Oberschenkelknochen gefunden, den SCHLOSSER der unterpliozänen Dryopithecusart Süddeutschlands, Dryopithecus rhenanus, einreihte, nachdem ihn vorher H. POHLIG als Typus der Gattung und Art von Paidopithex rhenanus beschrieben hatte (15). SCHLEIERMACHER hatte diesen Knochen ursprünglich für den Oberschenkelknochen eines 12jährigen Mädchens gehalten und erst J. J. KAUP stellte die Affennatur dieses Restes außer Zweifel. Es erscheint mir aber ebensowenig die Annahme berechtigt, daß dieser Knochen (Fig. 167) zu derselben Art gehört wie die Affenzähne aus den Bohnerzen der schwäbischen Alb, die M. SCHLOSSER unter dem Namen Dryopithecus rhenanus Pohlig zusammenfaßte, als die Zuweisung dieses Femurs zu der Gattung Dryopithecus überhaupt (16). Wir müssen daher erklären, daß der Oberschenkelknochen von Dryopithecus bis heute noch nicht bekannt ist, denn wir sind nicht berechtigt, dieses vereinzelt gefundene Femur zur Gattung Dryopithecus zu stellen. Wir kennen von Dryopithecus einen Oberarmknochen aus dem Miozän von Saint Gaudens (Haute Garonne) am Nordfuße der Pyrenäen, aber sonst ist außer dem Unterkiefer und vereinzelten Zähnen nichts von dieser Menschenaffenart bekannt. Die Zähne aus den Bohnerzen der schwäbischen Alb gehören wohl derselben Gattung an wie die Reste aus dem Miozän Frankreichs, der Zahn aus den Leithakalkbildungen des Wiener Beckens sowie die drei Arten aus dem Miozän und Unterpliozän Ostindiens (Dryopithecus chinjienensis Pilgrim, D. punjabicus Pilgrim, D. giganteus Pilgrim), aber sie können mit keiner dieser Arten vereinigt werden. Da sie auch nicht mit dem Femur von Eppelsheim (Paidopithex rhenanus Pohlig) zu einer Art gestellt werden dürfen, habe ich für die schwäbischen Backenzähne den neuen Artnamen Dryopithecus germanicus (16) in Vorschlag gebracht.



Fig. 167. Oberschenkelknochen von Paidopithex rhenanus, Pohlig, aus dem unteren Pliozän von Eppelsheim bei Mainz. Der Knochen wurde bereits im Jahre 1820 gefunden und von SCHLEIERMACHER einem 12jährigen Mädchen zugeschrieben; später wurde er unter verschiedenen Namen angeführt und meist für das Femur eines gibbonartigen Menschenaffen gehalten. M. SCHLOSSER vereinigte ihn mit den lose gefundenen Backenzähnen aus den Bohnerzen der schwäbischen Alb zu einer Art (Dryopithecus rhenanus), doch ist der Beweis für die spezifische Identität des Femurs und der Zähne, die von anderen Fundstellen bekannt geworden sind, keineswegs erbracht. $^{5}/_{14}$ der natürlichen Größe. (Nach O. ABEL.)

Der allgemeine Charakter der Säugetierwelt des europäischen Miozäns ist zwar nicht in den Einzelheiten, aber doch in den großen Zügen derselbe wie jener der heute noch im Gebiete des indomalayischen Archipels lebenden Säugetierfauna. Freilich sind es andere Arten, die uns hier und dort entgegentreten, aber die Typen sind doch dieselben und die Faunen tragen unverkennbar das gleiche Gepräge.

In Insulinde finden wir als Bewohner der sumpfigen Tropenwälder die Elefanten und Nashörner, die Tapire und Schweine, die Zwergmoschustiere und Muntjaks, die Zibethkatzen und Gibbons sowie den Orangutan. Man hat daher in früherer Zeit vielfach aus dieser Übereinstimmung des Gesamtcharakters der Säugetierfauna des indomalayischen Archipels und der europäischen Miozänfauna den falschen Schluß gezogen, daß die letztere einen „indomalayischen Charakter" besessen habe. Das Gegenteil ist richtig; wir müssen vielmehr sagen, daß die heutige indomalayische Fauna den ehemaligen Charakter der europäischen Miozänfauna in merkwürdiger Reinheit bewahrt hat, wenn auch die Gattungen und Arten andere geworden sind.

Dieser konservative Zustand der heutigen indomalayischen Säugetierfauna ist wohl nur dadurch zu erklären, daß sich in diesem Gebiete die Lebensverhältnisse für die Säugetiere seit der Miozänzeit nur ganz unbedeutend verändert haben. In der Tat muß Europa in der Miozänzeit mit seinem Gewirre von kleinen und großen Inseln, Buchten, Creeks und Kanälen ungefähr dasselbe Bild dargeboten haben wie die Inselwelt von „Insulinde" (Fig. 204). Daß sich hier bis heute eine Tiergemeinschaft erhalten hat, die uns ein greifbares Bild von dem Tierleben des Miozänwaldes vor Augen zu führen vermag, verdanken wir nicht etwa der besonderen Lebenszähigkeit der dort lebenden Gattungen, sondern nur dem Umstande, daß sich hier die äußeren Lebensbedingungen nur unbedeutend verändert haben, so daß sich alle jenen Formen und Formengruppen, die anderwärts infolge eingetretener Klimaänderungen umgeformt wurden oder ausgestorben sind, erhalten konnten. Der miozäne Charakter der Tierwelt von Insulinde ist ein Beweis dafür, daß die hier lebenden Tiere verweichlichte Typen sind, die einer durchgreifenden Veränderung des Klimas ebenso zum Opfer fallen würden, wie es mit den miozänen Säugetieren Europas der Fall war, die mit ganz verschwindenden Ausnahmen dem wiederholten Wechsel des Klimas in Europa, das von der Pliozänzeit angefangen immer kälter wurde, nicht standzuhalten vermochten. Wir finden hier dieselbe Erscheinung, der wir schon bei der Erörterung des Schicksals der unterpliozänen Pikermifauna begegnet sind; die Pikermifauna hat

sich heute noch in Afrika in ähnlicher Weise erhalten, wie es mit der Miozänfauna in Insulinde der Fall war, nur mit dem Unterschiede, daß die Gegensätze zwischen der unterpliozänen Tierwelt Europas und der lebenden Tierwelt der Massaisteppe noch viel geringer sind als zwischen der Miozänfauna Europas und der lebenden Fauna der indomalayischen Inselwelt.

Um das Bild zu vervollständigen, das wir uns von der Tierwelt der österreichischen Miozänwälder wieder ins Leben zu rufen versuchen wollen, ist es aber auch notwendig, unter den Resten aus anderen Wirbeltiergruppen Umschau zu halten.

In den Sümpfen wimmelte es von Schildkröten. An vielen Stellen sind die Panzer der Lippenschildkröten (Trionychiden) gefunden worden, teils in den Ablagerungen im unmittelbaren Bereiche ihres ehemaligen Wohngebietes, teils in marinen Bildungen; die Flüsse trugen ihre Kadaver weit hinaus in das Meer und schwemmten sie an den Strand der einsamen Inseln. So erklärt sich der Fund derartiger Schildkröten in den Strandablagerungen des Wiener Beckens, wo sie in den Küstenablagerungen des Leithagebirges und des Thebener Kobels, vermengt mit den Resten anderer Sumpftiere und Landbewohner sowie mit den Resten mariner Tiere eingebettet liegen (Fig. 168). Von den 25 lebenden Trionyxarten leben 15 in Asien, sechs in Afrika und nur 4 in Nordamerika; das sind die letzten Reste einer in früheren Zeiten der Erdgeschichte weit verbeitet gewesenen Gruppe, die sich in die wärmeren Gewässer zurückgezogen hat und überall dort verschwand, wo die allgemeine Verschlechterung des Klimas zu einer Herabsetzung der Temperatur der fließenden und stehenden Gewässer führte. Die Trionyx-Arten des österreichischen Miozäns stehen der lebenden Trionyx triunguis Afrikas sehr nahe.

In den Braunkohlenbildungen Steiermarks sind einige Reste von Alligatorschildkröten (Chelydriden) gefunden worden, die vielleicht zwei Arten (Chelydra Decheni und Ch. Murchisoni) angehören. Daneben sind auch Reste der heute noch in Europa lebenden Gattung Emys nachgewiesen worden, die verschiedenen Arten zuzuteilen sind; die Größe von Emys loretana aus den Leithakalkablagerungen von Loretto am Leithagebirge war beträchtlicher als die der lebenden Emys orbicularis. Auch die Gattung Clemmys ist in österreichischen Miozänbildungen aufgefunden worden (Clemmys polygolopha). In Miozänbildungen Deutschlands hat man gleichfalls mehrere Arten dieser Gattung gefunden, die beweisen, daß sie damals eine weite Verbreitung besessen hat.

Von echten Landschildkröten, welche die trockneren Teile des miozänen Föhrenwaldes und die Dickichte an den Rändern des

Wiener Beckens bewohnt haben, kennt man bis jetzt zwei Arten der Gattung Testudo, Testudo kalksburgensis und Testudo praeceps. Die letztere scheint nach F. SIEBENROCK eine Zwergform, ähnlich wie die heute in Nordafrika lebende Testudo Leithii gewesen zu sein. Testudo kalksburgensis wurde in zwei Exemplaren im Miozän des Wiener Beckens gefunden (17).

Daß es in den Sümpfen und Flüssen, Creeks und Seen der mittleren Miozänzeit Österreichs von Fischen wimmelte, dürfen wir auch

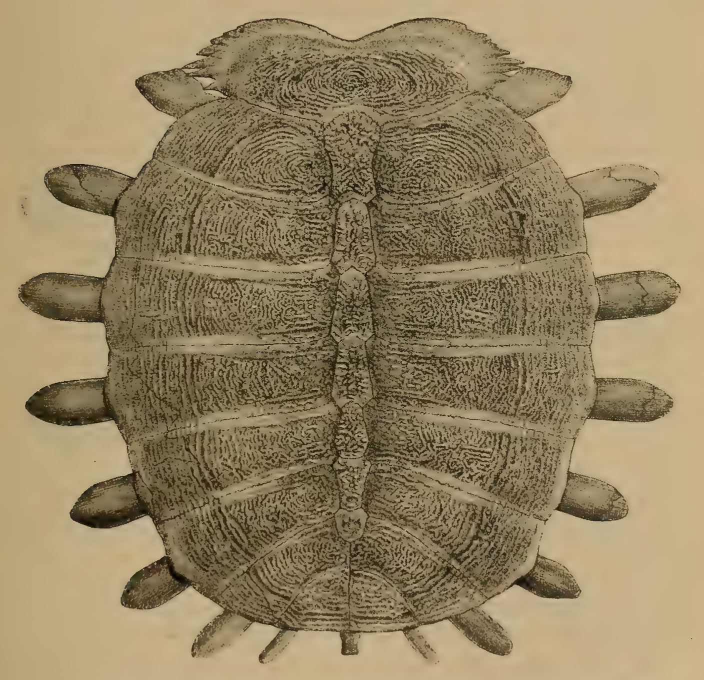


Fig. 168. Rückenpanzer von Trionyx rostratus Arth., aus dem oberen Miozän von Au am Leithagebirge im Wiener Becken. Ungefähr $^{11}/_{27}$ der natürlichen Größe. Original im paläontologischen Institute der Wiener Universität. (Nach G. A. ARTHABER.)

trotz der wenigen sicher bestimmten Arten, die uns über die damals lebende Fischwelt Aufschluß geben, bestimmt annehmen; wahrscheinlich herrschten Karauschen, Barsche und Schleihen wie in Steinheim vor (18). Sie boten den am Ufer dieser Gewässer und in diesen lebenden Raubtieren, wie den Fischottern und den räuberischen Schildkröten reichliche Nahrung; die verschiedenen Krokodile, die das Gebiet bewohnten, fanden in den fischreichen Gewässern jeden-

falls ausgiebige Beute. Unter den Krokodilen trat im Miozän von Eggenburg ein mächtiger Gavial auf (Tomistoma eggenburgensis, Fig. 169); und daß in den steirischen Braunkohlensümpfen wie in den anderen Gewässern dieser Zeit Krokodile und Alligatoren häufig gewesen sein müssen, wird einerseits durch einzelne Funde in den miozänen Braunkohlen Steiermarks und Böhmens (z. B. Diplocynodon Darwini?), anderseits durch die häufigen Funde vereinzelter Krokodilzähne in verschiedenen Meeresbildungen dieser Zeit bewiesen, in die sie von den Flüssen hineingeschwemmt wurden.

Von der Vogelwelt Österreichs zur Miozänzeit wissen wir fast nichts. Vereinzelt gefundene Knochen mögen in einzelnen Sammlungen noch der Bestimmung harren; die Umstände, unter denen die miozänen Schichten Österreichs gebildet wurden, haben auch wohl nur in den seltensten Fällen eine Erhaltung der zarten



Fig. 169. Oberansicht des Schädels von Tomistoma eggenburgensis, Toula und Kail, aus den groben Sanden der ersten Mediterranstufe (Untermiozän) des Schindergrabens bei Eggenburg in Niederösterreich. $^1/_8$ der natürlichen Größe. (Nach F. Toula und J. Kail.)

Knochenreste ermöglicht. Aus Steinheim in Württemberg (19) sind einige Vogelarten bekannt, welche an den Ufern und im Röhricht des kleinen, warmen Sees lebten, der zur oberen Miozänzeit ein von zahlreichen Tieren aufgesuchter Tränkeplatz war. Entenvögel bilden in der miozänen Ornis von Steinheim den Hauptteil; außer ihnen sind die Reste von Reihern, Störchen, Ibissen, Flamingos, Hühnern, Rallen und Pelikanen gefunden worden. Ob wir zur Ergänzung des Lebensbildes auch das Vorhandensein bunter Papageien annehmen dürfen, ist unsicher, da zwar aus dem Obereozän Frankreichs ein Papagei (Psittacus Verreauxi) bekannt ist, der in dem Süßwasserkalk von St. Gérand le Puy entdeckt wurde, aber nicht aus diesem Fund auch darauf geschlossen werden kann, daß die Papageien noch in der Mittelmiozänzeit ein Element der europäischen Ornis bildeten. Vielleicht waren sie zu dieser Zeit schon

aus Europa verschwunden, wenn es auch wahrscheinlich ist, daß sie noch in den Wäldern lebten, die ja noch zur Obermiozänzeit einem subtropischen Charakter besaßen.

Eine reiche Insektenwelt belebte diese miozäne Landschaft. Aus Österreich selbst sind nur sehr dürftige und seltene Reste bekannt, z. B. von Parschlug in Steiermark, da die Erhaltungsbedingungen für diese zarten Tierkörper hier nicht gegeben waren; dagegen kennen wir aus den hellen Mergelschiefern von Radoboj in Kroatien und von Öningen bei Konstanz in Baden eine stattliche Anzahl fossiler Insekten. Stellen diese Fossilien auch zweifellos nur einen sehr kleinen Ausschnitt aus der reichen Insektenwelt der Miozänzeit dar, so geben sie uns doch immerhin einen Einblick in den allgemeinen Charakter dieser Fauna, die in ihren einzelnen Elementen noch gründlicher Untersuchungen bedarf und einstweilen nur zu einem kleinen Teile genauer bekannt ist. Gewisse Wanzen, Singzikaden und Termiten zeigen ein südeuropäisches bis tropisches Gepräge und entsprechen dem warmen Klima Mitteleuropas in dieser Zeit.

Wenn wir uns den Landschaftsrahmen zu rekonstruieren versuchen, in dem diese vielgestaltige mittelmiozäne Tierwelt Österreichs lebte, so müssen wir der gleichalterigen Flora unsere Aufmerksamkeit zuwenden, deren Charakter das Landschaftsbild entscheidend bestimmt.

Wir haben einige fossile „Herbare" aus der mittleren Miozänzeit in Österreich erhalten, die zwar nur einen kleinen Teil der reichen Flora dieser Zeit darstellen, aber uns doch in die Lage versetzen, den allgemeinen Charakter der Landschaft zu erkennen. Unter diesen fossilen „Herbaren" ist eines der vollständigsten das der Hangendschichten der Braunkohlenflöze von Leoben in Steiermark. Nicht weniger als 411 Arten sind von hier durch C. VON ETTINGHAUSEN (19) beschrieben worden, und wenn auch manche Bestimmungen, die sich ja vorwiegend auf vereinzelt gefundene Blätter gründen und deshalb nur eine sehr schwache Grundlage zur Erkennung und Unterscheidung der einzelnen Arten darbieten können, zweifelhaft sind, so ist doch das vorhandene Material groß genug, um einen Einblick in die wichtigsten Elemente der damaligen Sumpfwaldflora zu erlangen. Freilich reichen die auf der Nervatur und den Umrißlinien einzelner Blätter errichteten Diagnosen kaum dazu aus, um „Arten" scharf voneinander unterscheiden zu können; so mag hier an einige in der letzten Zeit durchgeführte Studien über die Variabilitätsgrenzen von Gingko bilobata und einigen anderen Pflanzen erinnert werden, um den systematischen Wert der vielen „Arten" miozäner Pflanzen richtig einschätzen zu lernen.

Aber auch trotz dieser Einschränkungen, die den Umfang der positiven Ergebnisse der bisherigen paläobotanischen Untersuchungen unserer Tertiärfloren ziemlich einengen, läßt sich aus der relativ sehr großen Zahl der vorliegenden Reste immerhin ein Bild von den wichtigsten Pflanzen des miozänen, feuchten Waldes in Österreich gewinnen (20).

In den Braunkohlen von Eibiswald herrschen folgende Typen vor: Glyptostrobus europaeus, Sequoia Langsdorfi, Betula prisca, Alnus Kefersteini, Fagus feroniae, Acer trilobatum, Juglans acu-

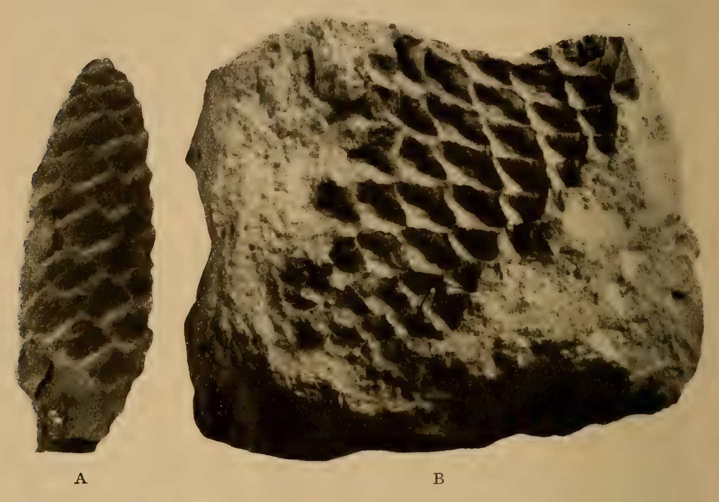


Fig. 170. A Pinus Palaeo-Strobus Ett., Zapfen aus dem Unterpliozän (Congerienschichten) des Wiener Beckens. — Original im naturhistorischen Staatsmuseum in Wien. — B Abdruck eines Föhrenzapfens (Pinus Partschi?) aus dem mediterranen Miozän (Leithakalkbildungen) des Wiener Beckens, aus dem Steinbruche bei Kalksburg. Original im Paläobiologischen Lehrapparate der Wiener Universität. (Beide Figuren ungefähr in $^3/_4$ der natürlichen Größe.)

minata und Carya bilinica. — Diese Pflanzengemeinschaft, die durch das Überwiegen nußfrüchtiger Bäume gekennzeichnet ist, umfaßt keine Typen, die als tropisch zu bezeichnen wären; ebensowenig bieten aber auch die übrigen Miozänfloren Österreichs, wie z. B. die von Leoben, ein tropisches Bild. Hier treten unter anderen Zypressen (Libocedrus), Sumpfzypressen (z. B. Taxodium distichum), die noch in der unteren Pliozänzeit Österreichs gelebt haben (Fig. 171—172), sowie andere Taxodiaceen (Glyptostrobus, Sequoia), verschiedene andere Coniferen, besonders Föhren (Fig. 170) und eine Lärche auf. Neben den genannten Typen erscheinen andere, die für unsere

heutige Mediterranflora bezeichnend sind; Lorbeerbäume, immergrüne Eichen, Stechpalmen, Edelkastanien (Fig. 175) sind wesentliche Elemente des miozänen Waldes unserer Gegenden gewesen. Feigenbäume (Ficus), Zimtbäume (Cinnamomum), Liquidambar, Myrten,



Fig. 171. Sumpfzypressenstämme im Braunkohlentagbaue von Zillingsdorf bei Wiener-Neustadt in Niederösterreich. Die Stämme wurzeln im Flöz, das von einer Tonschichte überdeckt ist, die die Stümpfe umhüllt. (Phot. von F. HRDLICZKA, Wien.)

Tulpenbäume, Sapindus und viele andere Gattungen treten hinzu; mögen auch so manche der in den älteren Werken über die Tertiär-



Fig. 172. Braunkohlentagbau von Zillingsdorf bei Wiener Neustadt in Niederösterreich. Zuunterst liegen, durch die dunkle Färbung auf der Photographie kenntlich, zahlreiche dünne Braunkohlenflöze mit Stämmen und Ästen von Sumpfzypressen. Diese Lagen entsprechen einem alten Swamp (Fig. 173) aus der unteren Pliozänzeit; in ihm wurzeln die noch als Strünke aus dem Flöz aufragenden Stämme (Fig. 171) von Sumpfzypressen (wahrscheinlich Taxodium distichum), umgeben von feinen Tonen, die sich in einem See bildeten. Über diesen Tonen lagern Schotter eines Flusses, dessen Strömung um einzelne Stämme Wirbel bildete. Die Sumpfzypressen lebten somit zur Zeit der Bildung der Flöze in dem Swamp, lebten vielleicht auch noch zur Zeit der Ablagerung der Seetone fort, starben aber ab, als ein Fluß mit starker Strömung sie mit einer Schotterschichte umgab. (Phot. von HRDLICZKA, 1911.)

floren Mitteleuropas genannten Pflanzen unrichtig bestimmt sein, so ist doch durch die überwiegende Mehrzahl der sicher bestimmbaren

Gattungen der mediterrane Charakter der obermiozänen Flora Österreichs unverkennbar festgestellt. In den Mittelmeerländern finden wir aber heute trotz der vielen Elemente, die der obermiozänen Flora Österreichs das „mediterrane" Gepräge verleihen,



Fig. 173. Swamp in Virginien: Sumpfzypressen (Taxodium distichum) am Ostufer des Drummondsees. (Photographie von RUSSELL; Geological Survey of U. S. N. A.)

doch keinen Sumpfwald mehr, dessen Elemente in den Braunkohlensümpfen der Steiermark und Böhmens lebten; die Sumpfzypresse ist längst aus den Mittelmeerländern verschwunden und lebt heute in den virginischen Swamps (Fig. 173).

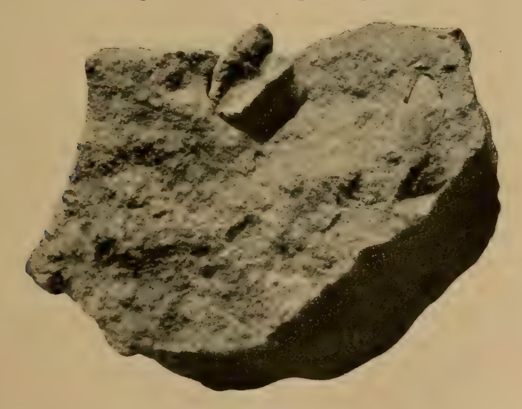


Fig. 174. Als Steinkern einer Schale erhaltene Walnuß aus den mediterranen, mittelmiozänen Leithakalkbildungen des Sandberges von Neudorf an der March im Wiener Becken. Ungefähr $^5/_7$ der natürlichen Größe. Original im Paläobiologischen Lehrapparate der Wiener Universität.

In den südlicheren Teilen der Vereinigten Staaten haben sich jedoch außer den Sumpfzypressen Virginiens noch zahlreiche andere Gattungen aus der Tertiärzeit erhalten, deren Vorkommen seinerzeit

die Veranlassung gegeben hat, der vermeintlich amerikanischen Herkunft der europäischen Miozänflora nachzuspüren. Wie sich in unserer Hochalpenflora ein großer Teil der miozänen Alpenpflanzen erhalten hat und auch unsere heutige mediterrane Flora die hauptsächlich aus miozänen Elementen bestehende, aber infolge der klimatischen Veränderungen wesentlich umgeformte Nachkommenschaft der europäischen Tertiärflora darstellt, so haben wir in den Liriodendren, Taxodien, Sequoien, Magnolien, Walnußbäumen (Fig. 174), Tulpenbäumen und vielen anderen Florenelementen der Südstaaten der Union die Überreste der in der Miozänzeit weit verbreiteten Flora zu erblicken und werden daher, anstatt der europäischen Miozänflora einen „nordamerikanischen Charakter" zuzuschreiben, vielmehr vom miozänen Charakter der heutigen Flora dieser Gebiete sprechen dürfen. Das Bild eines virginischen Swamps gibt uns eine fast bis in die Einzelheiten richtige Vorstellung von dem Aussehen der Sumpfzypressenlandschaften unserer Gegenden in der Miozänzeit.

Es wäre ein großer Irrtum, wenn wir uns die Alpen, die in der Miozänzeit als sehr eigentümlich gestaltete Halbinsel aus dem Meere aufragten, durchaus mit derselben Flora besiedelt denken würden, deren Reste in den die Braunkohlen begleitenden Schichten begraben liegen. Nur die Täler und Niederungen in der Nähe der Küste trugen ebenso wie die inneren Gebiete der böhmischen Masse Sümpfe und beherbergten eine Sumpfwaldflora; in den höheren Teilen der Alpen, die ja schon in der Obermiozänzeit zu steilen Höhen aufragten, und zwar zu weit bedeutenderen als heute, wo sie durch die Verwitterung, die Erosion des fließenden Wassers und die Gletscherwirkungen wesentlich erniedrigt sind, war jedenfalls eine Flora von anderem Charakter als in den Küstensümpfen heimisch. Hier entfaltete sich die ganze Pracht der Hochalpenflora, die bereits im Tertiär (21) ihren eigenartigen Charakter besessen haben muß; hier blühten die großblütigen, farbenprächtigen Primeln, Enziane, Rhododendren und Soldanellen und die vielen anderen Elemente der Tertiärflora unserer Hochalpen, die sich heute zum großen Teile in unserer Hochgebirgsflora erhalten haben. Freilich haben die auf den sonnigen Höhen unserer Alpen in der Miozänzeit lebenden Pflanzen, die wohl sicher bis zur Region des ewigen Schnees hinaufreichten, diese Höhen nicht immer ungestört bis zum heutigen Tage bewohnt (22). Wir haben schon bei Besprechung des Landschaftsbildes von Krems in der Eiszeit die wechselvollen Schicksale der Hochalpenflora erörtert, die heute mit vielen, ihr in der Miozänzeit noch fremd gewesenen Elementen vermischt ist, die als Einwanderer späterer Zeit erkannt worden sind.

Die Tierwelt, deren Reste wir aus den Braunkohlen führenden Ablagerungen kennen gelernt haben, hat jedenfalls nicht geschlossen bis in diese Höhen gereicht, in denen sich die Flora zu einer hochalpinen entwickelte. Die an das Sumpfland gebundenen Typen wie die Tapire und viele andere Formen haben den höheren Regionen gewiß gefehlt. Und doch dürfen wir uns andererseits den Gegensatz nicht allzu groß, sondern vielleicht nur in der Weise vorstellen, wie es heute zwischen der Tierwelt des Kilimandscharo und der Massaisteppe oder zwischen der Tierwelt des Himalaya und der des nördlichen Ostindien herrscht. Zweifellos haben in den hochalpinen und subalpinen Regionen der Alpen in der oberen Miozänzeit viele Formen gelebt, die uns keine fossilen Reste hinterlassen haben, weil die Erhaltungsmöglichkeiten gefehlt haben, die für Bewohner von Braunkohlensümpfen und Seengebieten in weit höherem Maße gegeben waren.

Daß die Schneegrenze in den Alpen zur oberen Miozänzeit bedeutend höher gelegen sein mußte als heute, ist aus dem allgemein bedeutend wärmeren Klima dieser Zeit mit Sicherheit zu erschließen. Der Gesamtcharakter der Obermiozänflora Steiermarks mit 411 bisher unterschiedenen Arten und jener von Öningen in Baden mit etwa 465 Arten läßt auf ein ziemlich warmes Jahresklima schließen. Man hat zu berechnen versucht, daß dessen Mittel zwischen 18,5° und 20,5° C geschwankt haben dürfte, also um ungefähr 11½° C höher war als die mittlere Jahrestemperatur der Gegenwart, die für Öningen etwa 9° und für Steiermark etwa 10° beträgt. Derartige genaue Ziffern aufstellen zu wollen, erscheint jedenfalls etwas zu weit gegriffen, aber sicher war das Klima der Obermiozänzeit in unseren Breiten viel höher als heute. Auch wenn wir davon absehen, genaue Ziffern berechnen zu wollen, so geht doch der große Gegensatz zwischen einst und jetzt aus der Tatsache hervor, daß wir aus dem hohen Norden miozäne Floren kennen gelernt haben, die auf ein viel wärmeres Klima hinweisen. O. HEER hat diese Floren eingehend untersucht und gibt von diesem Charakter derselben folgende lichtvolle Schilderung (23):

„Wir kennen gegenwärtig aus Island, Grönland, Grinnelland, Spitzbergen und Nordkanada 363 miozäne Pflanzenarten. Die nördlichste Fundstelle solcher Pflanzen ist Grinnelland bei 81° 45′ nördlicher Breite und wurde im Jahre 1876 von Kapitän FEILDEN, Naturforscher bei der damaligen englischen Polarexpedition, entdeckt. Es wurden in einem schwarzen Schiefer 30 Pflanzenarten gesammelt, von welchen 10 zu den Nadelhölzern gehören; die Sumpfzypresse (Taxodium distichum, das noch jetzt im südlichen Teile der Vereinigten Staaten lebt) war da häufig, und es wurden nicht nur die

zierlichen beblätterten Zweige, sondern auch die männlichen Blüten gefunden; die Fichte ist eine zweite noch lebende Pflanzenart, die uns in diesem Polarlande begegnet, und ihr waren zwei Kiefern (Pinus Feildeniana und Pinus polaris) beigesellt. Eine eigentümliche ausgestorbene Gattung der Familie der Eibenbäume bildet Feildenia, welche in drei Arten den höchsten Norden bewohnte. Eine Ulme (Ulmus borealis) bildete mit einer Linde, zwei Birken- und zwei Pappelarten den Laubwald, zwei Haselarten mit einem Schneeballe (Viburnum Nordenskjöldi) das Buschwerk; in dem See, der sich dort befunden haben muß, lebte eine Seerose (Nymphaea arctica), und das Ufer bekleideten Seggen und Schilfrohr. Es tritt uns daher in diesem äußersten Teil eine Pflanzenwelt entgegen, welche am meisten mit derjenigen im nördlichen Teile der gemäßigten Zone übereinstimmt und eine mittlere Jahrestemperatur von wenigstens 8° C verlangt, während diese gegenwärtig dort 20° C unter Null liegt. Am nächsten schließt sich die Flora von Spitzbergen an, welche wir von zahlreichen zwischen $77\frac{1}{2}^0$ und $78\frac{2}{3}^0$ nördlicher Breite gelegenen Stellen in 179 Arten kennen. Auch hier dominieren die Nadelhölzer und die Sumpfzypresse, die Fichte und die Feildenien treten uns auch hier entgegen, dazu kommt aber noch eine ganze Zahl von Föhren, Fichten und Tannen, wie ferner mehrere Mammutbäume (Sequoia, jetzt in Kalifornien lebend) und Glyptostroben, aber auch Zypressen fehlen nicht, so namentlich zwei zierliche Arten von Libocedrus (Libocedrus Sabineana, Libocedrus gracilis). Unter den Laubbäumen treten uns die Pappeln mit sieben Arten entgegen, von denen zwei über die ganze Westseite Spitzbergens, vom Bellsund bis zur Kingsbai, verbreitet waren; die Weiden sind selten, ebenso die Erlen, Birken und Buchen. Von größerem Interesse sind zwei großblätterige Eichen-, eine Platanen-, eine Ulmen-, eine Linden-, eine Walnußbaum-, zwei Magnolien- und vier Ahornarten, von denen eine (Acer arcticum) in prächtigen Blättern und Früchten gefunden wurde. Drei Schneeball-, mehrere Cornus-, Nyssa-, Weißdorn- und Judendornarten bildeten mit dem Haselstrauche das Buschwerk. Die arktische Seerose, ein Froschlöffelkraut (Potamogeton Nordenskjöldi) weisen auf einen Süßwassersee, der wahrscheinlich von einem Torfgrunde umgeben war, welchen zahlreiche Riedgräser (Cyperus, Carex), Sparganien und Schwertlilien bekleideten. Überblicken wir diese Flora von Spitzbergen, so vermissen wir zwar in derselben alle Formen der heißen Zone, andererseits weicht sie gänzlich von der jetzigen Spitzbergens und überhaupt von der Flora der arktischen Zone ab; sie hat den Charakter der Pflanzenwelt der gemäßigten Zone, wie wir sie heute im nördlicheren Deutschland antreffen und läßt auf eine mittlere Jahrestemperatur von 9° C schließen.

„Einen etwas südlicheren Anstrich hat die fossile Flora von Nordgrönland, welche uns von der Westküste bei 70° nördlicher Breite näher bekannt geworden ist. Wir erblicken unter den 169 Arten, welche uns von da zugekommen sind, eine Magnolie mit immergrünen Blättern, während die beiden Spitzbergener Arten offenbar fallendes Laub hatten; ferner haben wir in Grönland einen Kastanienbaum, einen Gingko, Diospyrus, Sassafras und lederblätterige Macelintockien und Coculites. Die Sequoien, Taxodien und Pappelarten waren hier ebenso gemein wie auf Spitzbergen; die Eichen treten uns in sieben Arten entgegen und hatten zum Teil große, prächtige Blätter, ebenso die Platanen und die Weinreben. Es ist dies eine Flora, die ein Klima hatte, wie wir es gegenwärtig in der Umgebung des Genfer Sees, z. B. bei Montreux, mit 10½° C Jahrestemperatur treffen.

„Daß aber nicht allein Grinnelland, Grönland und Spitzbergen zur miozänen Zeit ein viel wärmeres Klima gehabt haben als heute, zeigen uns die fossilen Floren von Island, vom Bärenseefluß in Nordkanada (bei 65° nördlicher Breite), von Simonova im westlichen Ostsibirien, von Alaska, Kamschatka und von der Insel Sachalin. In allen diesen Ländern sind die Reste von Bäumen und Sträuchern gesammelt worden, welche dies bezeugen und nicht bezweifeln lassen, daß diese hohe Temperatur durch die ganze arktische Zone rings um die Erde verbreitet war; während für die Schweiz eine Temperaturerhöhung von 9° C genügt, um die Erscheinungen der Miozänzeit zu erklären, ist dies in der arktischen Zone nicht der Fall. Für Spitzbergen wird gegenwärtig bei 78° nördlicher Breite eine mittlere Jahrestemperatur von — 8,6° C angenommen, für Grönland bei 70° nördlicher Breite von — 7° C. Durch den Zusatz von 9° würden wir für letzteres nur + 2° erhalten, für ersteres + 0,4° C und für das Grinnelland — 11° C erhalten, Temperaturen, bei welchen die aus jenen Gegenden uns jetzt bekannte Pflanzenwelt unmöglich hätte bestehen können; es muß für diese Gegenden der Unterschied zwischen einst und jetzt 17½°, ja für Grinnelland 28° C betragen. Der Abstand zwischen der miozänen und der lebenden Flora ist demnach in der arktischen Zone noch viel größer als in der gemäßigten, so daß derselbe nach Norden hin an Größe zunimmt".

Bietet somit die Flora der arktischen Regionen weit nördlich des Polarkreises in der Miozänzeit ein Bild dar, wie es ungefähr die Flora des heutigen Deutschland darstellt, so ist der Florencharakter der Alpen von dem der nördlichen Regionen Europas sehr verschieden. Das vollständigste Bild einer Flora der oberen Miozänzeit in den Alpen gibt das „Herbar" von Öningen in Baden, das schon vor langen Jahren von O. Heer in einer für die damalige Zeit (1859)

vorbildlichen Weise untersucht worden ist (23). In dieser Flora, die nach HEERS Untersuchungen 465 Arten umfaßt, finden wir eine große Zahl immergrüner Gewächse vertreten, während die nordischen Floren derselben Zeit fast durchwegs Formen umfassen, die das Laub im Herbste abwerfen. In Öningen sind sogar noch einige Reste von Fiederpalmen (Calamopsis Bredana, vielleicht der Gruppe der Rotang-Palmen angehörig) sowie von Fächerpalmen (Flabellaria oeningensis) gefunden worden, die in den österreichischen Miozänablagerungen durch die Fiederpalmenart Seaforthia Mellingeri aus Eibiswald ihr Gegenstück finden; die Palmen waren im mitteleuropäischen Miozän bereits sehr selten, wie aus den ganz vereinzelten Funden zu schließen ist. In Österreich, besonders in Steiermark, sind Nadelhölzer häufig, in Öningen dagegen selten; hier herrschen die Laubbäume vor. Auch hier treten uns Seifenbäume, Walnußbäume und Podogonien, Feigenbäume, Eichen, Zimmtbäume, Stechpalmen, Faulbäume, Robinien, Caesalpinien usw. entgegen, während Ahorne und Pappeln Gebiete morastigen Bodens bewohnt zu haben scheinen. Die Art des Vorkommens der Pflanzenreste in Öningen spricht dafür, daß die Vegetation an den Ufern des Sees von Öningen manchen Wechsel zu erfahren hatte und daß der Wasserspiegel im Laufe der Miozänzeit manche Schwankungen erlitt, die sich auch in der Veränderung der Flora an seinen Ufern ausprägten. Von besonderem Interesse ist der Fund einer Art der Convolvulaceen-Gattung Parana in Öningen, deren Verwandte heute auf das tropische Asien beschränkt sind.

In diesem Rahmen, den wir nur mit wenigen großen Strichen skizzieren konnten, spielte sich das reiche Tierleben der damaligen Zeit ab. Von der miozänen Pflanzenwelt ist uns in Österreich manches in den Gebieten übrig geblieben, die der mediterranen Flora angehören; andere Elemente der damaligen Flora haben sich in den Hochalpenpflanzen bis heute erhalten; viele Relikte aus dieser Zeit, die während der Eiszeiten stark dezimiert worden sind, sind an geschützten Stellen am Leben geblieben, wie die berühmte Wulfenia carinthiaca, die schöne Daphne Blagayana und manche andere. In unserem Gebiet aber, das wir zum Ausgangspunkt unserer Schilderung gewählt haben, in Niederösterreich, haben sich nur sehr wenige Reste der Tertiärflora bis in die Gegenwart gerettet. Zu diesen gehören die Bestände der Schwarzföhren, die auf den Kalkfelsen der Gegend von Mödling und im Dolomitgebiet der Brühl bei Mödling leben und der Landschaft einen Zug verleihen, der vielfach an Landschaftsbilder erinnert, wie wir sie auf den dalmatinischen Inseln wiederfinden. Ein zweiter Überrest aus dieser fernen Zeit sind die wilden Bestände der Edelkastanien (Fig. 175) am Ostabhange

des Wechselgebirges und an den Osthängen der kleinen Karpathen, wo sie die Verschlechterung des Klimas in der Eiszeit aus dem Grunde überdauern konnten, weil die Vergletscherung in diesen Gebieten der Ostalpen nicht so weit gegen das Vorland reichte wie z. B. in Oberösterreich, Salzburg und Bayern, so daß sich in den höher gelegenen Gebieten, wie auf dem Plateau der Rax und auf dem Schneeberge in Niederösterreich eine weitaus größere Zahl hochalpiner Tertiärpflanzen erhalten konnte als an anderen Stellen der Alpen, die von der Vergletscherung stärker betroffen wurden.

Die zahlreichen Funde von Föhrenzapfen in den Tertiärbildungen des Wiener Beckens, z. B. bei Kalksburg südlich von Wien (Fig. 170), lassen darauf schließen, daß die aus dem Meere aufragenden kleinen und größeren Inseln hauptsächlich Föhrenwälder trugen wie die meisten Inseln des Mediterrangebietes. Wir werden daher nicht daran denken dürfen, uns diese Inseln mit einer Flora besiedelt zu denken, die alle Elemente umfaßt, die wir z. B. aus den Braunkohlenablagerungen der Steiermark oder von Bilin in Böhmen oder aus den Mergelschiefern von Öningen kennen gelernt haben.



Fig. 175. Blattfragment von Castanea Kubinyi, Ettingshausen, aus einer Konkretion im blauen sarmatischen Tegel (Obermiozän) von Herrals in Wien. Natürliche Größe. Original im Geologischen Institute der Wiener Universität. (Nach E. SUESS.)

Haben wir im Vorstehenden den Versuch gemacht, Fauna und Flora des Festlandes und der Inseln in der Zeit des oberen Miozäns in Österreich zu rekonstruieren, so wollen wir nunmehr daran gehen, die Tierwelt des Meeres wenigstens in großen Zügen zu schildern. Geben uns auch die nur sehr beschränkten Erhaltungsmöglichkeiten kein vollständiges Bild des Lebens, das in der oberen Miozänzeit am Strande, auf der Hochsee und in den Tiefen herrschte, so sind doch so viele verschiedene Typen in einer so großen Zahl in den Meeresablagerungen des Wiener Beckens erhalten geblieben, daß sie diese Schichten wegen ihres Fossilienreichtums schon seit langer Zeit zu einer Weltberühmtheit gemacht haben.

Die Ufer des Miozänmeeres wurden im Wiener Becken während der mittleren und oberen Miozänzeit überwiegend von Felsküsten gebildet. Nur in kleinen, geschützten Buchten wurde Sand und

Schlamm angeschwemmt und es entfaltete sich daher in dem Raume zwischen dem Steilufer des „inneralpinen“ Wiener Beckens und den im Osten vorgelagerten Inseln nur an wenigen Stellen ein Tierleben, wie wir es z. B. als typisches Sandleben am Strande der nördlichen Adria beobachten können. An den steilen Felsküsten des Wiener Beckens tobte trotz der im Osten vorgelagerten Inseln des Leithagebirges, der Hundsheimer Berge und der kleinen Karpathen eine starke Brandung, wie die großen Uferblöcke und die sonstigen Spuren in den Strandbildungen deutlich erkennen lassen. Wollen wir ein Bild des Tierlebens am Strande des Wiener Beckens wieder vor unseren Augen auferstehen lassen, so genügt es nicht, sich dieses Bild nur aus den erhaltenen Hartteilen der verschiedenen Organismen zu rekonstruieren, die uns in den Strandbildungen erhalten geblieben sind, sondern wir müssen auch, um diesen Versuch der einstigen Wirklichkeit möglichst zu nähern, jene Elemente der Strandfauna berücksichtigen, die uns nicht erhalten bleiben konnten, weil ihre Leiber der Verwesung anheimgefallen sind. Wir dürfen uns also bei der Rekonstruktion eines Lebensbildes vom Strande des Miozänmeeres im Wiener Becken nicht auf die fossilen Überreste beschränken, sondern werden uns vor Augen halten müssen, in welcher Weise sich heute an den Felsküsten der Adria das Tierleben abspielt.

Wenn wir uns dem Felsstrande einer adriatischen Insel nähern, so fällt uns auf, daß unter den größeren und kleineren Geröllen, die von der Brandung an das Ufer geworfen werden, sehr viele in eigentümlicher Weise durchlöchert sind. Manche Löcher, die wir in diesen Steinen sehen, sind scharf und glattwandig und sehen wie mit einem Instrument gebohrt aus; andere stehen in großer Zahl nebeneinander und erinnern an die Fraßgänge der Holzameisen, während andere an die Bohrgänge von Käferlarven, freilich nur oberflächlich gemahnen. Wieder andere Stellen der Küstenfelsen und der umherliegenden Strandgerölle sehen aus, als würde ein Schuß feinen Schrotes auf sie abgefeuert worden sein, der das Gestein durchlöcherte. Diese verschiedenartigen Gruben, Löcher und Gänge sind jedoch das Werk verschiedener bohrender Meeresorganismen. Sehen wir genauer zu, so finden wir, daß die wabenartig zerfressenen Steine von Tieren zerstört sind, die zur Gruppe der Spongien oder Schwämme gehören und der Gattung Vioa (= Cliona) angehören (Vioa typica und andere Arten). Betrachten wir die Oberfläche eines solchen Küstenfelsens näher, der wie von Schrotschüssen zerlöchert erscheint, und schlagen wir ihn mit dem geologischen Hammer an, so gibt er keinen hellen, sondern einen dumpfen Ton; gelingt es uns, ein Stück dieses zerlöcherten Gesteins abzuschlagen und sein Inneres bloszulegen, so sehen wir, daß das

Innere des Felsens in weit höherem Grade zerlöchert ist, als wir dies aus den wenigen Löchern der Außenrinde hätten vermuten können. Diese Höhlungen zeigen ein wabenartiges Aussehen und sind durch dünne Scheidekammern geteilt; in den Höhlungen wohnt der weiche, rot- oder gelbgefärbte Schwamm, der also im Innern des Steins lebt und durch die feinen Löcher, die uns an der Oberfläche des Steines aufgefallen sind, zarte glashelle Röhrchen nach außen streckt, die sich bei Berührung schließen. Freilich finden wir, daß diese unterminierten Steine, die beim Aufheben erstaunlich leicht erscheinen, nur verschiedenen Kalksteinarten angehören und daß z. B. vulkanische Gesteine, Quarze, Granite usw. niemals die Bohrspuren der Vioen zeigen. Dies erklärt sich dadurch, daß die Höhlungen von den Bohrschwämmen auf chemischem Wege, nämlich durch Ausscheidung von Säuren erzeugt werden, die zwar Kalksteine, aber nicht kristallinische Gesteine, Schiefer usw. anzugreifen vermögen.

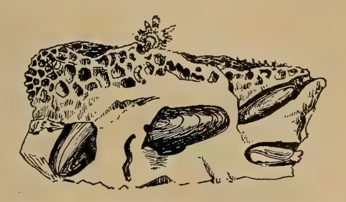


Fig. 176. Kalksteinstück, an seiner Oberfläche vom Ätzschwamm (Vioa typica) zerfressen. Von einem der Bohrlöcher hat ein Röhrenwurm Besitz ergriffen. Darunter der schlangenartig gewundene Bohrgang eines Anneliden, ferner drei Exemplare der Meerdattel (Lithodomus lithophagus), rechts unten eine Gastrochaena dubia (verklein.). — Adria. Nach A. Steuer.)

Schreiten wir weiter, so finden wir neben den von Vioen zerlöcherten Stellen der Kalkfelsen andere Partien, die etwa fingertiefe und fingerförmige Löcher aufweisen (Fig. 176). Manche sind leer und wir müssen einige Zeit suchen, um den Bohrmeister zu entdecken, der diese Löcher in dem Kalkstein ausgehöhlt hat. Am Grunde der Vertiefung steckt eine Muschel (Lithodomus) mit langen, schmalen Klappen; sie ist es, die sich den Gang in den Kalkfelsen gebahnt hat. Sie wird nach der Form ihrer Schalen als „Meerdattel“ oder kurzweg als „Bohrmuschel“ bezeichnet; dieser Name ist jedoch nicht zutreffend, weil er die Vorstellung erweckt, daß sich das Tier auf mechanischem Wege den Eintritt in das Innere des Kalkfelsens erzwungen hat, während die Herstellung dieses Ganges ebenso wie bei den wabenartigen Gängen der „Bohrschwämme“ nur durch Ausscheidung von Säuren erfolgte, die den Kalkstein allmählich auflösten. Man sollte daher richtiger statt von „Bohrmuscheln“ und „Bohrschwämmen“ von „Ätzmuscheln“ und „Ätzschwämmen“ sprechen.



Fig. 177. Pholas dactylus. — Adria. (Nach A. Steuer.)

Während die Gattung Lithodomus mit der in der Adria weit verbreiteten Art Lithodomus lithophagus sich mit Vorliebe in harte Kalksteine einätzt, finden wir bei den Arten der Gattung Pholas (Fig. 177) Vorrichtungen, die ein wirkliches Einbohren auf mechanischem Wege ermöglichen und bei denen außerdem die Ausscheidung eines sauren, die Kalksteine anätzenden Sekretes dieselbe

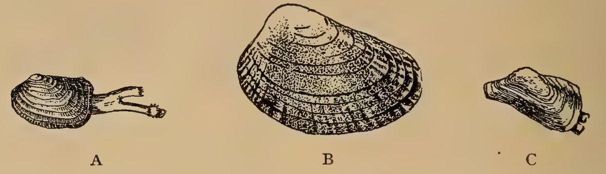


Fig. 178. A Venerupis irus. B Petricola lithophaga. C Saxicava arctica. — Adria. (Nach A. STEUER.)

Rolle wie bei den Ätzmuscheln der Gattung Lithodomus usw. spielt. Bei den Pholaden ist die Schale mit scharfen Rillen und Kämmen besetzt, die beim Einbohren in den Felsen eine raspelnde Bewegung ausführen. Freilich ist dieses Werkzeug nicht imstande, die harten Kalksteinfelsen anzugreifen, welche von den Lithodomen nicht auf mechanischem Wege, sondern auf rein chemischem Wege ausgeätzt werden, und die Säureabscheidung der Pholaden ist, wie es scheint, nicht stark genug, um die Arbeit der raspelnden Schale wirksam zu unterstützen.

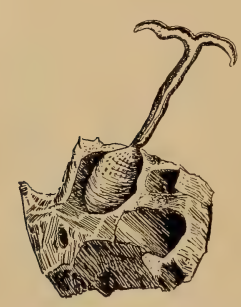


Fig. 179. Bonellia viridis (♀) in dem Bohrloch einer Meerdattel. — Adria. (Nach A. STEUER.)

Außer diesen beiden weiterverbreiteten Ätzmuscheln und Bohrmuscheln finden wir aber an den Felsküsten der Adria noch einige andere Arten, die Löcher in den Küstenfelsen aushöhlen: Petricola lithophaga (Fig. 178 B), Venerupis irus (Fig. 178 A), Gastrochaena dubia (Fig. 176); ob auch Saxicava arctica (Fig. 178 C) Gesteine auszuhöhlen vermag, wie ihr Name andeutet, ist noch nicht ganz sicher gestellt. Vielleicht besiedelt sie nur die von Lithodomen erzeugten Röhren, in denen die ehemaligen Baumeister zugrundegegangen sind. Ebenso siedelt sich, wie STEUER mitteilt, die bärtige Archenmuschel (Arca barbata) mit Vorliebe in den verlassenen Wohnräumen der Lithodomen an. In diesen verlassenen Wohnräumen hausen auch Borstenwürmer (Lepidasthenia elegans, Thelepusarten, Eunice Harrasi), die selbst keine Gänge zu bohren oder zu ätzen vermögen; dagegen sind einige Würmer aus der

Familie der Spioniden imstande, sich auch in festem Kalke vielfach gewundene Kanäle zu graben (Nerine vulgaris und verschiedene Arten der Gattung Polydora). Der Sternwurm (Bonellia viridis), der

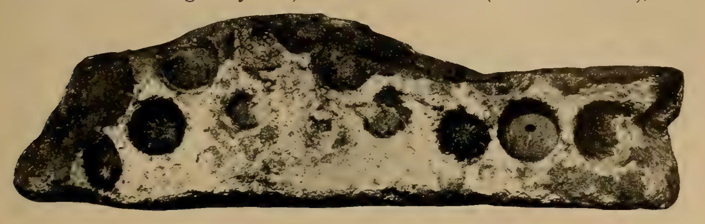


Fig. 180. Bohrlöcher von Strongylocentrotus lividus, L., dem Steinseeigel, in einen Granitfelsen der Küste von St. Matthieu (Bretagne) eingebohrt. Im ganzen 14 Bohrgruben, in denen noch zum Teile die Gehäuse der Tiere sichtbar sind. Gesammelt von Prof. Dr. J. von Szabó. Original im Museum der Geologischen Staatsanstalt in Budapest. Das Felsstück ist 50 cm lang und 15 cm hoch. (Nach einer von E. Vadász zur Verfügung gestellten Photographie.)

die von Ätzmuscheln hergestellten Felslöcher bewohnt (Fig. 179), ist gleichfalls nur ein Mieter verlassener Wohnungen, wie Lepidasthenia,

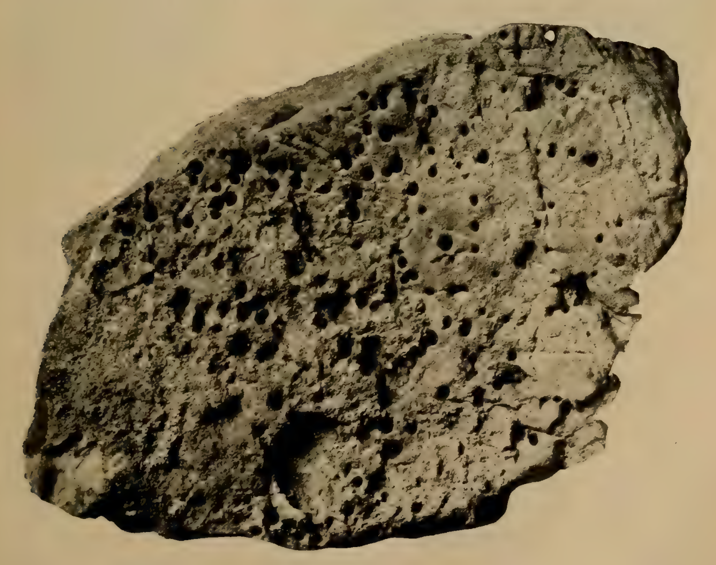


Fig. 181. Löcher von Ätzmuscheln (wahrscheinlich von Lithodomus spec.) an der von Liaskalk gebildeten Felsküste des mittelmiozänen Mediterranmeeres des Wiener Beckens, zwischen Theben an der Donau und Neudorf an der March. — Original im Paläobiologischen Lehrapparate der Wiener Universität, ges. 28. VI. 1914. — Ungefähr $^3/_5$ der natürlichen Größe.

Telepus, Eunice usw., so wie die Einsiedlerkrebse leere Schneckengehäuse besiedeln.

Auf rein mechanischem Wege bohrt sich der Schiffsbohrwurm (Teredo navalis) seine Wohnröhren; er ist in der Miozänzeit im Gebiete des Wiener Beckens sehr häufig gewesen, da man in den Strandbildungen überall die Abdrücke der von ihm zerfurchten Stämme mit den Steinkernen seiner Wohnröhren findet, besonders häufig in den Leithakalkbrüchen bei Kalksburg und im Sandstein des Thebener Kobels bei Neudorf an der March. Ebenso erfolgt aber auch die Vertiefung der Wohngruben, die sich verschiedene Seeigel in den härtesten Küstenfelsen auszuhöhlen verstehen, auf mechanischem Wege; bei dem auch in der Adria vorkommenden schwarzen Seeigel, Strongylocentrotus lividus, ist diese Einbohrung sicher beobachtet worden. Dieser Seeigel lebt in flachen, genau für seine Körpergröße passenden Gruben der untergetauchten Küstenfelsen, und man kann bei ihm häufig eine drehende Bewegung um seine Vertikalachse wahrnehmen. DOFLEIN hat beobachtet, daß Seeigel mit den scharfen Kiefern, der „Laterne des Aristoteles", sehr harte Felsen zernagen und tiefe, 10—20 cm im Durchmesser haltende Gruben erzeugen können; sie sind, da sie auf rein mechanischem Wege diese Gruben und Löcher herstellen, nicht an bestimmte Gesteinsarten gebunden wie die Ätzmuscheln, sondern sind auch imstande, sich in sehr harte vulkanische Gesteine einzubohren (24). Die Abbildung (Fig. 180) zeigt 14 nebeneinanderliegende halbkugelförmig ausgehöhlte Wohngruben von Strongylocentrotus lividus, die er sich in einem Granitfelsen der bretonischen Küste ausgebohrt hat.

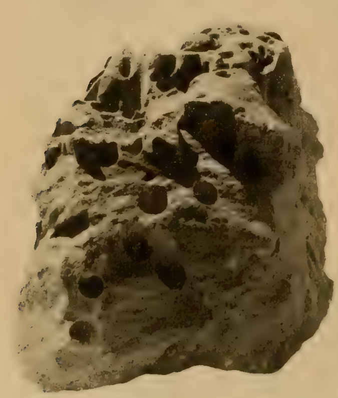


Fig. 182. Bohrlöcher von Lithodomus lithophagus in einem Kalkfelsen vom Strande des mittelmiozänen Meeres des Wiener Beckens, aus der „Schelmenhöhle" bei Baden in Niederösterreich. Stark verkleinert. Original im Paläobiologischen Institute der Wiener Universität.

Haben wir an der adriatischen Küste die verschiedenen Lebensspuren der Organismen verfolgt, die sich in die Küstenfelsen und Strandgerölle einbohren und einätzen, so wird es uns nicht schwer fallen, dieselben Spuren am Strande des Wiener Beckens wieder aufzufinden und richtig zu deuten. Von Theben an der Donau nach Norden dem Marchufer entlang wandernd, sehen wir zur rechten Hand die Kalksteinfelsen des Thebener Kobels von zahlreichen

Löchern durchsetzt (Fig. 181); am Fuße des Gehänges liegen zahlreiche durchlöcherte Gerölle. Wir erkennen die eigenartigen, fingerförmigen Löcher, die von den miozänen Lithodomusarten (Fig. 182), vielleicht auch von der heute noch in der Adria und im Mittelmeer lebenden, in den Felsen geätzt sind; wir finden die Gerölle von den Gängen der Vioen durchlöchert (Fig. 183); wir finden in den weicheren Geröllen die Spuren der Anwesenheit von Pholaden und können auch die Bohrgänge von Würmern verfolgen. Wir stehen hier am alten Felsstrande des Miozänmeeres, und wenn auch die überwiegende Mehrzahl der Organismen, die ihre unverwischbaren



Fig. 183. Bohrgänge von Vioa (= Cliona) in Kalksteinen und einer Schneckenschale der Mittelmiozänzeit. A, B Gerölle von Liaskalk vom Strande des Mediterranmeeres am Westabhange des Sandberges zwischen Theben an der Donau und Neudorf an der March, ungefähr in $^3/_5$ der natürlichen Größe. — C Gehäuse von Dendroconus Daciae, R. Hoern. u. Auing., aus dem Mittelmiozän von Lapugy in Siebenbürgen. — Sämtlich im Paläobiologischen Lehrapparate der Wiener Universität.

Spuren zurückgelassen haben, zerstört worden ist, so können wir doch ihre einstige Anwesenheit in diesem Meere aus ihren Lebensspuren mit Sicherheit feststellen.

Kehren wir wieder an den Strand der Adria zurück, um die verschiedenen Tiere und Pflanzen dieser Lebenszone des Meeres weiter zu verfolgen, so fesselt uns bei genauerer Betrachtung der in das durchsichtig blaue Wasser eingetauchten Felsen das rege Leben, das sich auf ihnen abspielt.

Schon oberhalb der durch den Höchststand der Flut markierten Linie, der „Flutlinie“, fallen uns in der sogenannten Brandungszone, in welcher die Küstenfelsen vom Gischt der Brandungswellen über-

spült werden, die in großen Massen auftretenden hellfarbigen Höcker auf. Das sind Meereicheln oder Balanen, die ihre Weichteile außerhalb des Wassers unter ihrem aus beweglichen, dreieckigen Kalkplatten bestehendem Skelett verbergen und sie dadurch vor dem Austrocknen schützen; sie gehören zu den Krustentieren und sind sessil gewordene Krebse (Fig. 184). Herrscht Ebbe, so können wir auf dem bis zur nächsten Überflutung trocken gelegten Abschnitt der Felsküste, der „Emersionszone" oder der „Schorre", wie man den Raum der Küste zu nennen pflegt, der zwischen der Flutlinie und Ebbelinie liegt, eine große Zahl verschiedener Tiere und Pflanzen beobachten. Hier fallen zunächst grellrote, halbkugelige Bildungen auf, die sich nach ihrer Untertauchung beim Herannahen der Flut als Seeanemonen oder Aktinien entpuppen, also als skelettlose Korallentiere. Diese schönrote Pferdeaktinie (Priapus equinus, Fig. 185), ist aber nicht die einzige Aktinie der Gezeitenzone; wenn wir beim tiefsten Ebbestand die Küste absuchen, so treffen wir nahe der Ebbelinie in Felsspalten und Steinen die grüne, gebänderte Varietät der Pferdeaktinie (Priapus equinus, Var. cari) und sehen diese Form auch in den tieferen Wasserschichten ihre Fangarme ausbreiten, wo sie niemals trockengelegt wird. Neben ihr lebt die „Wachsrose" oder Anemonia sulcata (Fig. 186) von grauer bis apfelgrüner Farbe und oft karminrot gefärbten Tentakelenden. Auch die prächtige „Sonnenrose" (Heliactis belli) und eine andere Seeanemone, Aiptasia muta-



Fig. 184. Gruppe von Balanen (Balanus Holgeri) aus den groben Sanden der ersten Mediterranstufe (unteres Miozän = Burdigalien) von Eggenburg in Niederösterreich. (Original.)

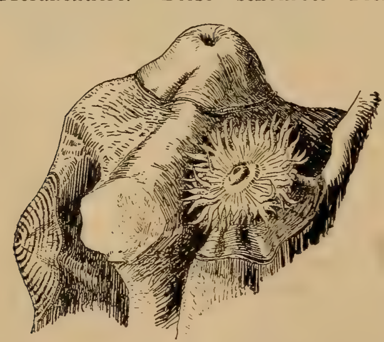


Fig. 185. Priapus equinus, die rote Pferdeaktinie. Oben auf dem Felsstücke ein Exemplar mit eingezogenen Tentakeln, rechts ein Exemplar mit ausgebreiteten Fangarmen. Links, ganz eingezogen und dem Felsen angepreßt, ein Exemplar der grünen, gebänderten Abart der roten Aktinie, Priapus equinus, Var. cari. — Adria. (Nach A. Steuer.)

bilis, gehören der Gezeitenzone an. Keine von diesen prächtigen und für die Gezeitenzone der Felsküsten unserer Adria so bezeichnenden Aktinien ist aus den miozänen Strandbildungen des Wiener Beckens



Fig. 186. Anemonia sulcata, aus der Adria. Etwas kleiner als $^1/_2$ natürliche Größe. (Nach A. STEUER.)



Fig. 187. Zweig der Braunalge Cystoseira aus der Adria, mit zahlreichen Organismen besetzt: Algen wie z. B. der „Meersalat" (Ulva lactuca), verschiedene Corallinen usw. haben sich auf dem Zweige angesiedelt, ferner zarte Hydroidpolypen, Moostierchen (Bryozoen), Röhrenwürmer (Spirorbis) usw. Zwischen den Zweigen der Cystoseiren leben zahlreiche kleine Tiere, die zum Teile dieselbe Farbe wie die Algenbüschel besitzen, so daß sie vor den Nachstellungen ihrer Feinde geschützt sind. Zu diesen Tieren gehören vornehmlich kleine Nacktschnecken, Krebse u. s. f. — Der abgebildete Cystoseirazweig ist etwa in natürlicher Größe gezeichnet. (Nach A. STEUER.)

bekannt; da sie kein Innenskelett besitzen, sind sie ausnahmslos bei der Fossilisation zerstört worden und wir kennen bis heute überhaupt keine einzige fossile Seeanemone. Und doch werden wir, um uns ein lebenswahres Bild der litoralen Tierwelt des Miozänmeeres des Wiener Beckens entwerfen zu können, diese Formen aus dem Kreise der damals an unseren Küsten lebenden Tiere nicht ausschalten dürfen.

Wer daher im Wiener Becken geologische oder paläontologische Studien zu beginnen beabsichtigt, wird gut daran tun, sich vorher mit der Fauna der Adria eingehender bekannt zu machen; als Einführung werden ihm sowohl das prächtig geschriebene Büchlein von A. STEUER

(„Biologisches Skizzenbuch für die Adria"), dem eine Reihe hier reproduzierter Abbildungen entnommen ist, und „Der Naturfreund am Strande der Adria" von I. C. CORI treffliche Dienste leisten. Eine ganze Reihe von Problemen, die eine „Landratte" nicht zu lösen vermag, weil sie dem Vorstellungskreise des im Binnenlande aufgewachsenen Naturforschers ferne liegen, werden sich durch das tiefere Eindringen in das Leben des Meeres wie von selbst lösen; wir werden nie vergessen dürfen, daß wir das Leben der Vorzeit nur dann verstehen können, wenn wir uns in das Leben der Gegenwart einen Einblick verschafft haben. Die Zeit ist vorüber, da die fossilen Überreste nur als „Denkmünzen der Schöpfung" betrachtet und bestaunt wurden.



Fig. 188. Blasentang (Fucus virsoides), mittels einer Haftscheibe an eine feste Unterlage angewachsen. — Aus der Adria. — Etwas kleiner als natürliche Größe. — Als Epiphyten finden sich (oben in der Mitte) ein breites Blatt der im Leben rötlichen Porphyra leucosticta, rechts einige im Leben grünliche Fäden von Enteromorpha compressa. (Nach A. STEUER.)

Fig. 189. Zweig des Beerentanges (Sargassum linifolium) aus der Adria. — Ungefähr natürliche Größe. (Nach A. STEUER.)

Bevor wir daran gehen, die Kleintierwelt der Küstenregion zu betrachten, wenden wir unseren Blick der marinen Flora der Küstenfelsen zu. Dichte Wälder von Algen ziehen sich in einem fast geschlossenen Gürtel den Felsgestaden der Adria entlang; das

ist der Cystoseiragürtel, so genannt nach der häufigsten Algenart dieser Region, Cystoseira barbata (Fig. 187). Ein buntes Gewimmel zahlloser kleiner Tiere bevölkert diese Dickichte. In größerer Entfernung von der Küste und in größerer Tiefe schließt sich dem Cystoseiragürtel ein Streifen anderer Algen an; es sind gleichfalls Braunalgen oder Fukoideen, aber unter ihnen herrschen der Blasentang (Fucus virsoides, Fig. 188) und der Beerentang (Sargassum linifolium, Fig. 189) vor. Das Sargassum bewohnt in gewaltigen Mengen die Region zwischen 5 und 25 m Meerestiefe; während jedoch die Cystoseiradickichte von einer ungeheuren Zahl von Tieren bewohnt sind, ist die Region der Braunalgen verhältnismäßig sehr arm an Tieren, die zwischen den Büscheln der Algen leben.

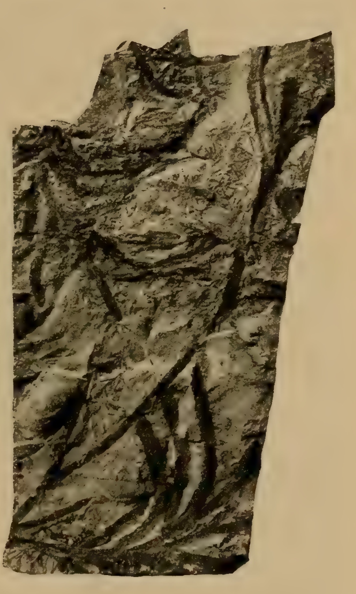


Fig. 190. „Fukoiden", d. i. Bohrgänge von Anneliden, aus dem Oberkreideflysch (Inoceramenschichten) beim Höribachhofe, Mondsee, Oberösterreich. Ungefähr $^3/_4$ der natürlichen Größe. Original im paläobiologischen Lehrapparate der Wiener Universität.

Von all diesen Mengen Algen, die ja zweifellos auch in der Miozänzeit die Felsküsten des Wiener Beckens besiedelt haben, ist nichts fossil erhalten geblieben. Was wir in älteren Schichten der Sandsteinzone des Wiener Waldes als „Fukoiden" zu bezeichnen pflegen, hat mit Fukoideen oder echten Braunalgen nichts zu tun; es sind Bohrgänge oder Kriechspuren verschiedener schlammbewohnender Tiere des Flyschmeeres (Fig. 190), aber keine Pflanzenreste, für die man sie in früherer Zeit angesehen und die man wegen ihrer oberflächlichen Ähnlichkeit mit den verzweigten Büscheln der Braunalgen als „Fukoiden" in die Literatur eingeführt hat. Dieser Name ist für sie beibehalten worden, obwohl man längst erkannt hat, daß sie mit Fukoideen nicht das geringste zu tun haben. Echte fossile Fukoideen kennt man jedoch z. B. aus den Posidonienschiefern des schwäbischen Lias.

Während die langverzweigten Braunalgen in stark bewegtem Wasser leben und sich, wie z. B. der Blasentang, mit einer Haftscheibe an den Felsen heften, so daß sie nur sehr schwer von diesem loszureißen sind, leben die grünen Meeralgen, wie z. B. der Meersalat

(Ulva lactuca), in ruhigeren Teilen der Küstengewässer, doch geht der Meersalat abweichend von seinen Verwandten auch zuweilen in die stark bewegten Regionen hinaus und findet sich zwischen den Zweigen der Cystoseiren ebensowohl wie auch noch höher in den stark brandenden Gewässern der Gezeitenzone. Freilich wird er von den Wellen leicht von seinem Standorte losgerissen und wird bei starken Stürmen in großen Mengen an die Küste geworfen.

Betrachten wir einmal eine Stelle, an der sich Braunalgen an den Felsen geheftet haben, näher. Auf dem Felsen selbst sind zwischen den Algenbüscheln kleine, napfartige Schalen sichtbar, die erst bei genauerer Betrachtung unterscheidbar sind; das sind Napfschnecken

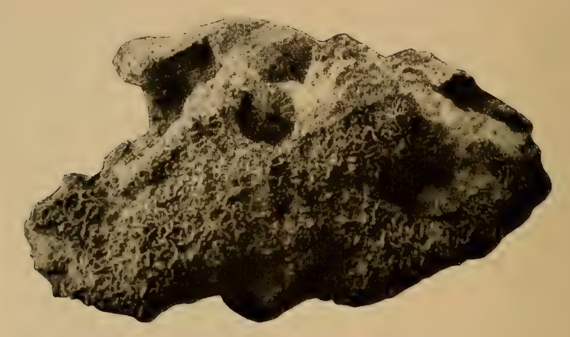


Fig. 191. Lithophyllum cristatum, eine riffbildende Kalkalge aus der Adria. In einigen Gruben sitzen Exemplare von Patella granularis L. Am Eingange der Blauen Grotte der Insel Busi (Dalmatien) gesammelt vom Verfasser, Ostern 1910. Original im paläobiologischen Lehrapparate der Wiener Universität. Ungefähr 3/4 der natürlichen Größe.

der Gattungen Patella und Fissurella (Fig 191), die sich mit ihrem „Fuße“ platt an den Felsen anschmiegen und auch bei starkem Wogengang nicht losgerissen werden können. Zwischen ihnen heften sich die bezeichnendsten Muscheln des Felsstrandes, die Austern, an und wachsen auf ihrem Untergrunde fest. Röhrenwürmer (Serpula) sind mit ihren schlangenartig geringelten Röhren an den Steinen befestigt und ebenso ist auch eine zur rein sessilen Lebensweise übergegangene Schnecke, Vermetus arenarius, häufig zwischen den Algen auf dem Felsboden festgewachsen.

Nur an wenigen Stellen der Felsküsten der Adria finden wir eigentliche Riffbauten. Freilich sind es nicht, wie in den tropischen Meeren, Korallen, die der Küste einen Riffgürtel vorbauen; dazu ist das Wasser der Adria nicht warm genug, denn die Riffkorallen können nur in einem Wasser voll gedeihen, dessen Temperatur nicht unter 20° C herabsinkt. Aber die Stelle der Riffkorallen nehmen

in der Adria die Lithothamnien oder Nulliporen ein. Diese Lebewesen sind Rotalgen oder Florideen, die in ihren Zellwänden den aus dem Meerwasser entnommenen Kalk ausscheiden und sich außerdem so stark mit Kalk inkrustieren, daß einzelne Arten, wie z. B. Corallina officinalis oder Lithophyllum decussatum, das Bild eines Korallenstockes vortäuschen. Am Eingange der Blauen Grotte oder „Seebärengrotte" von Busi in Dalmatien ist ein von Kalkalgen aufgebautes Riff in seltener Schönheit ausgebildet; in bunten Farben leuchten die verschiedenen Arten der Gattungen Lithophyllum (Fig. 191) und Corallina aus dem klaren Wasser und während der Ebbezeit kann man über das freilich nur sehr schmale Riff schreiten. Im Innern der Grotte fesselt der eigentümliche, tiefschwarze und schlackenartig glänzende Belag des Minerals Pelagosit in der Region der Spritzzone unsere Aufmerksamkeit; da dieses Mineral einen, wenn auch an den verschiedenen anderen Fundorten wechselnden Gehalt an organischer Substanz besitzt, so scheint es, daß der Pelagosit aus organischen Substanzen in einer bisher noch nicht aufgeklärten Weise hervorgeht. Es wäre zu untersuchen, ob nicht die in kleinen Meeresgrotten häufige Rotalge Catenella opuntia oder eine andere Pflanze der Spritzzone, wie z. B. die Salzflechte (Dermatocarpon adriaticum), an der Bildung des Pelagosits insofern beteiligt sind, als sich über und aus ihren Leichenresten der schwarze, hochglänzende Kalksinter bildet, der nach seinem Vorkommen von der Insel Pelagosa „Pelagosit" genannt wurde, da mittlerweile in Vergessenheit geraten war, daß schon Darwin genau dieselben Bildungen vom Felsen St. Paul in seiner „Reise eines Naturforschers" beschrieben hatte. Auch von Ascension und von den Abrolhosinseln sind Pelagosit-artige Bildungen bekannt und Darwin bildet ein Stück eines Küstenfelsens mit derartigem Belage ab, der an gewisse Vorkommen von Pelagosit an den Felsen der Adria in überraschender Weise erinnert.

Haben wir also in den geschilderten Algenriffen am Eingange der Blauen Grotte von Busi in Dalmatien eine echte Riffbildung vor uns, die sich mit den Bauten von Korallen in biologischer Hinsicht vergleichen läßt, so tritt das in der Adria weitverbreitete Lithothamnium ramosissimum nicht in Gestalt von festen Küstenriffen, sondern im Bereiche eines anderen Lebensbezirkes auf, der als jener der „Muschelsandgründe" bezeichnet zu werden pflegt. Hier bringt das Schleppnetz neben Schalen von Pecten und Arca, den „Jakobsmuscheln" und „Archenmuscheln", an einigen Stellen fast nur Trümmer von Nulliporen und Knollen dieser Kalkalgen herauf und häufig wird das Innere eines solchen Nulliporenknollens von einer Muschelschale gebildet. Diese Muschelsandgründe schließen sich als ein der Felsküste vorgelagerter Streifen an, der sich in einer durchschnitt-

lichen Tiefe von 25—50 m ausdehnt. Der weitaus überwiegende Teil jenes Gesteines, das wir als „Leithakalk“ nach seinem typischen Vorkommen am Leithagebirge in Niederösterreich bezeichnen und das seiner Hauptsache nach aus den Trümmern von Nulliporen besteht, ist als die Ablagerung aus dem Bereiche der Muschelsandgründe des miozänen Meeres, aber nicht als eine Riffbildung anzusehen. Wir können in den gewaltigen Steinbrüchen des Rauchstallbrunngrabens bei Baden südlich von Wien dieselben Inkrustierungen von Muschelschalen mit Nulliporen, z. B. an dem in diesen Schichten häufigen Pecten latissimus, in gleicher Ausbildung wie im Bereiche der Muschelsandgründe der Adria beobachten (Fig. 192). Indessen besteht wohl kein Zweifel, daß sich an den Küstenfelsen des Miozänmeeres ebensolche echte Kalkalgenriffe aufgebaut haben wie an der Insel Busi, nur haben sie jedenfalls im Vergleiche zu der Ausdehnung der zu Leithakalk gewordenen Muschelsandgründe nur eine sehr geringe Ausdehnung besessen.



Fig. 192. Schale von Pecten latissimus (junges Exemplar), von Lithothamnium ramosissimum, einer Kalkalge, die noch heute in der Adria und im Mittelmeer lebt, bewachsen und inkrustiert. Aus den miozänen, mediterranen Strandbildungen des Rauchstallbrunngrabens bei Baden (Niederösterreich). Original im paläobiologischen Lehrapparate der Wiener Universität. — $^5/_7$ der natürlichen Größe.

Wenn wir die Tierwelt der von Kalkalgenriffen umsäumten Küstenfelsen der Adria näher betrachten, so werden wir nach einigem Suchen aus einer Felsritze einen mit kleinen Saugnäpfen besetzten, schlangenartigen Arm eines Tieres herausragen sehen. Das ist einer der Fangarme des achtarmigen „Polypen“ oder Octopus, eines furchtbaren Räubers der Felsregionen der Küste, der selbst im Kampfe mit dem hartgepanzerten und scherenbewehrten Hummer (Homarus vulgaris) fast immer Sieger bleibt. Neben diesen großen Krebsen tummeln sich zwischen den Algenbüscheln an der ins Meer abstürzenden Felsenküste zahllose andere Krebse und Krabben herum, die auch auf den „Fondi duri“, den harten Muschelsandgründen, zuhause sind und hier reiche Beute finden. Ihnen ist der Hauptanteil bei dem Zerstörungswerke zuzuschreiben, das uns in den zerbrochenen Konchylienschalen vor Augen tritt, wenn das Schleppnetz aus diesen Gründen die Bodensedimente und mit ihnen die lebenden Tiere und Tierleichen, die Nulliporenknollen usw. heraufbefördert.

Im Bereiche der Felsküste treffen wir in der Adria ein buntes Heer vielgestaltiger Fische an. Die Goldbrasse oder „Orada“ (Chrysophrys aurata), der geschätzte Branzino (Labrax lupus), die Zahnbrasse (Dentex vulgaris), der Schriftbarsch (Serranus scriba), die Geißbrasse (Sargus Rondeletii) und viele andere Arten treiben sich zwischen den Algen der Felsküste herum, wo sie entweder, zwischen dem Algengeäst versteckt, auf Beute lauern oder, wie Chrysophrys aurata (Fig. 193) und Sargus Rondeletii, mit ihren für eine durophage Nahrungsweise eingerichteten Gebissen die harten Körper der felsbewohnenden Organismen zerbeißen. Zähne von Chrysophrys sind an einzelnen Fundorten des Wiener Beckens, z. B. bei Neudorf an der March, in ungeheuren Mengen in den Strandsanden erhalten geblieben.



Fig. 193. Unteres und oberes Gebiß von Chrysophrys aurata, L., der Goldbrasse oder Orada, aus dem Mittelmeer. (Photographie von Dr. R. GEISSLER.)

Bis vor wenigen Jahren hatten wir über die reiche Fischfauna des Miozänmeeres des Wiener Beckens keine oder doch nur sehr unvollständige Aufschlüsse. Die starke Brandung hat die Fischleichen zerstört und nur in sehr seltenen Fällen sind bestimmbare größere Skelettreste in den Strandablagerungen entdeckt worden. Erst durch den Nachweis der großen systematischen Wichtigkeit der Gestalt der Gehörknochen oder Otolithen, die infolge ihrer sehr harten Beschaffenheit dem Zerstörungsprozeß bei der Fossilisation erfolgreichen Widerstand leisten können, ist es möglich geworden, aus der großen Zahl der in den Strandbildungen des Wiener Beckens aufgefundenen Fischotolithen ein genaueres Bild von der Zusammensetzung der miozänen Fischfauna des Wiener Beckens zu gewinnen, um deren Erforschung sich namentlich R. J. SCHUBERT große Verdienste erworben hat (25). Diese Untersuchungen haben die auf den Unterschieden vereinzelter Zähne beruhenden Bestimmungen sehr wesentlich ergänzt und erweitert, so daß wir heute aus dem Miozän Österreich-Ungarns ungefähr 200 Arten mariner

Fische unterscheiden können (Fig. 194). Einzelne dieser Fischfaunen stellen sich nach SCHUBERT als reine Küstenfaunen dar, wie die Fauna von Steinabrunn bei Nikolsburg, andere lassen auf Beimischung von Süßwasser infolge einmündender Flüsse schließen, wie die Fauna von Kienberg bei Nikolsburg und von Neudorf an der March, wieder andere erweisen sich als die Faunen submariner Bänke oder seichter Buchten, wie die Fauna von Vöslau und diesen stehen wieder Faunen gegenüber, die größeren Tiefen angehören,

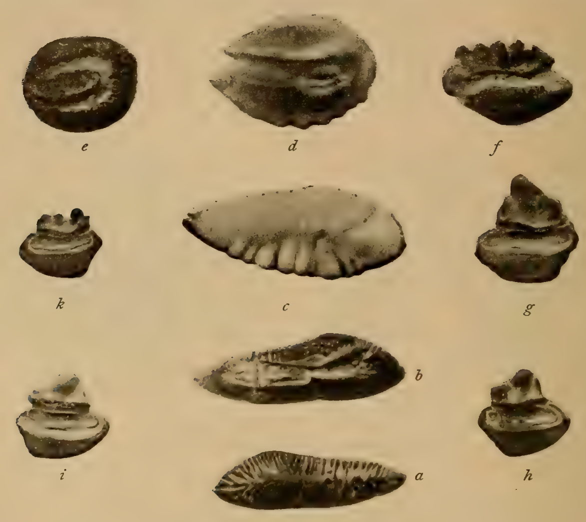


Fig. 194. Otolithen von Knochenfischen aus dem mediterranen Miozän des Wiener Beckens. (Nach R. J. SCHUBERT.)

Gadidae (*a*, *b*, *c*): *a*, *b*: Merluccius praeesculentus, Bass. et Schub. ($\frac{1 \cdot 5}{1}$); *c*: Gadus elegans, Kok., juv. (?), ($\frac{10}{1}$). — Scopelidae, *d*: Scopelus splendidus, Pr. ($\frac{10}{1}$). — Pleuronectidae, *e*: Solea subvulgaris, Schub. ($\frac{10}{1}$). — Sparidae, *f*: Cantharus (?) Tietzei, Schub. ($\frac{4}{1}$). — Macruridae (*g*, *h*, *i*, *k*): *g*, *h*: Macrurus Trolli, Schub. ($\frac{4}{1}$), *i*: Macrurus rotundatus, Schub. ($\frac{4}{1}$), *k*: Macrurus praetrachyrhynchus, Schub. ($\frac{4}{1}$). — Die Figuren *a* und *c* sind von der Außenseite, alle übrigen von der Innenseite gesehen, die durch den Sulcus acusticus, die „Gehörfurche", gekennzeichnet ist.

wie die Faunen von Baden und Walbersdorf im Wiener Becken. Dies mag ein Beweis dafür sein, daß bei sorgfältiger Durchforschung der erhaltenen Reste aus den Leithakalkbildungen des Wiener Beckens sich die Zahl der nachweisbaren Arten des damaligen Meeres noch bedeutend erhöhen lassen würde. Freilich wird uns auch die genaueste Erforschung der erhaltenen Reste keine Auskunft über das gewaltige Heer von Arten zu geben vermögen, die keine harten Skeletteile besaßen und daher spurlos vergangen sind.

Den weitaus größten Teil des Bodens der Adria nehmen jedoch Sedimente schlammigen oder tonigen Charakters ein. Das sind die „Schlammgründe", die aus dem feinsten, zu Staub zerriebenen Gesteinstrümmermaterial bestehen, das entweder durch die Brandung zerkleinert oder durch Flüsse dem Meere zugeführt wurde. Auf diesen Schlammböden der Adria herrscht ein reges Tierleben von meist kleinen Formen, aber auch im Schlamm selbst leben zahlreiche Tiere eingegraben. Meist sind es zartschalige Konchylien, die diese Schlammgründe bewohnen und sich dadurch von den dickschaligen Brandungsmuscheln und Küstenschnecken schon auf den ersten Blick unterscheiden. Hier leben die Dentalium-Arten, die zur Gruppe der Scaphopoden gehören und durch das elefantenzahnförmige Gehäuse gekennzeichnet sind; in großen Mengen finden sich hier die „Turmschnecken", Arten der Gattung Turritella. Zartschalige Seeigel mit feinen, kurzen Stacheln graben im weichen Schlamm, in dem auch zahlreiche Würmer wühlen; wo der Schlamm mehr mit Sand untermischt ist, bedecken Seegraswiesen (Zostera marina) weite Flächen der Schlammgründe. Diese Zosterawiesen gedeihen aber nur in seichtem Wasser und fehlen daher den tieferen Schlammgründen.

Solche Gebiete sind es, die uns in der Region des „Badener Tegels" im Wiener Becken erhalten sind. Die im Badener Tegel erhaltenen Reste der marinen Miozänfauna unterscheiden sich durch ihren Gesamthabitus sehr bestimmt von jenen der Muschelsandgründe und der Felsenküste. Auch hier herrschen Dentalien und Turritellen vor, die in ungeheuren Mengen in den Tonen begraben liegen, die seit langer Zeit durch große, jetzt größtenteils außer Betrieb gesetzte Ziegelgruben aufgeschlossen sind. Besonders häufig sind die Gehäuse zahlreicher Arten der Gattungen Fusus und Pleurotoma, wozu noch als häufigere Arten Vertreter der Gattungen Ancillaria und Cassis, z. B. die im Badener Tegel besonders häufige Cassis saburon und Buccinum kommen (Fig. 195). Die zahlreichen Murex-Arten, die wir aus dem Badener Tegel kennen, waren ebenfalls Bewohner der miozänen Schlammgründe, die sie wohl ebenso wie die Murex-Arten der Adria nur zur Laichzeit verlassen haben, um in den Zosterawiesen ihren Laich abzusetzen. Die häufig gefundenen Skelette kleiner Einzelkorallen (Flabellum, Trochocyathus, Ceratotrochus usw.) beweisen, daß diese Tiere auf dem Schlammboden des Wiener Miozänmeeres sehr häufig gewesen sein müssen. Muscheln scheinen im Bereiche dieser Schlammgründe sehr selten gewesen zu sein; am häufigsten finden wir die Schalen zartschaliger, glatter Kammuscheln (Amussium denudatum), denen sich noch einige andere kleine Pecten-Arten anschließen. Im Vergleiche zu dem außerordentlichen Reich-

tum an zweiklappigen Muscheln, der uns in den Sandstrandbildungen des Wiener Beckens entgegentritt (Fig. 196), ist die Fauna des Badener Tegels als ausgesprochen muschelarm und dagegen als schneckenreich zu bezeichnen. Von Fischarten dieser Schlammgründe fallen besonders die durch Otolithen nachgewiesenen Arten der Gattungen Scopelus und Macrurus auf. SCHUBERT hat aus dem Vorkommen dieser Formen den Schluß gezogen, daß der Badener Tegel eine Ablagerung aus tiefem Wasser darstellt und hat den gleichen Schluß auch für den schlierähnlichen Tegel von Walbers-



Fig. 195. Gastropoden aus den mediterranen Miozänbildungen des Wiener Beckens. (Aus: O. ABEL, Bau und Geschichte der Erde, 1909.)

1—2 Murex aquitanicus. *3* Murex spinicosta. *4* Ancillaria glandiformis. *5* Ancillaria obsoleta. *6* Strombus coronatus. *7* Voluta rarispina. *8* Cancellaria Puschi. *9* Pyrula rustica. *10* Turbo rugosus. *11—12* Ficula cingulata. *13* (unter *9*) Chelyconus ventricosus. *14* Cassis mammillaris. *15* Cassis saburon. *16* Chenopus pes pelecani. *17* Triton corrugatum. *18* Fusus Valenciennesi. *19* Pleurotoma granulatocincta. *20* Cypraea Lanciae. *21* Bulla lignaria. *22* Natica redempta. *23* Cerithium lignitarum. *24* Terebra fuscata. *25* Buccinum vindobonense. *26* Turritella bicarinata. *27* Turritella turris. *28* Vermetus arenarius. *29* Dentalium Bouéi (ein Scaphopode). — Ungefähr $^8/_5$ der natürlichen Größe. (Die Originale befinden sich im paläontologischen Institute der Wiener Universität.)

dorf bei Mattersdorf in West-Ungarn gezogen, von wo eine große Zahl verschiedener Arten der Gattung Macrurus neben Vertretern der Gattungen Scopelus und Phycis usw. bekannt geworden ist. Wir müssen jedoch bei derartigen Schlußfolgerungen sehr vorsichtig sein. Wenn es auch feststeht, daß in der Gegenwart die Gattung Macrurus eine ausgesprochen abyssale, und zwar die einzige Tiefseegattung ist, die eine weltweite Verbreitung besitzt, so dürfen wir aus dem Funde von miozänen Macruriden noch nicht den vielleicht naheliegenden Schluß ziehen, daß sie schon damals Tiefseefische

gewesen sind. Wir wissen, daß sich die Einwanderung der Fische in die Tiefsee noch ununterbrochen vollzieht und daß, wie A. BRAUER (26) gezeigt hat, dieser Einwanderungsprozeß noch im vollen Flusse ist. Das spricht dafür, daß wir in der Tiefsee noch keine ausgeglichene Fischfauna vor uns haben. Ich habe schon vor mehreren Jahren darauf aufmerksam gemacht (27), daß der Einbruch der Eiszeit zur Folge haben mußte, daß das von den Polarregionen abströmende Kaltwasser in die Tiefen des Meeres einbrach, die früher, in der Tertiärzeit, eine bedeutend höhere Temperatur besessen haben müssen als heute, weil die Polarregionen nicht in dem Grade vereist gewesen

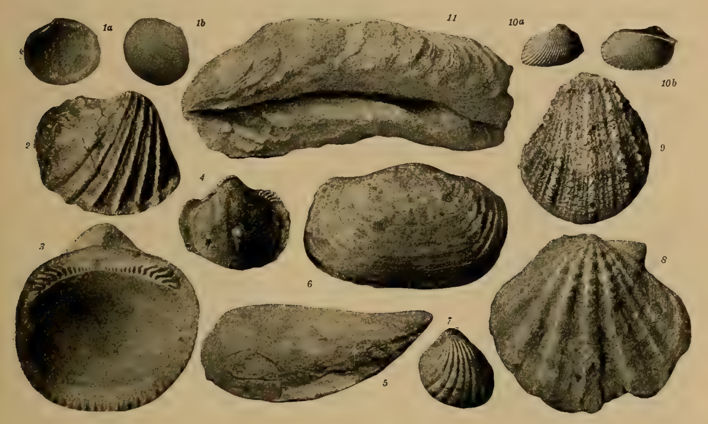


Fig. 196. Bivalven aus den mediterranen Miozänbildungen des Wiener Beckens. (Aus: O. ABEL, Bau und Geschichte der Erde, 1909.)

1 Lucina leonina. *2* Cardium hians. *3* Pectunculus pilosus. *4* Pectunculus pilosus, Steinkern eines kleineren Exemplars aus dem Leithakalk. *5* Mytilus Haidingeri (Steinkern). *6* Panopaea Menardi. *7* Cardita Jouannetti. *8* Pecten latissimus. *9* Spondylus crassicostatus. *10.* Arca turonica. *11.* Ostrea crassissima. (Die Originale befinden sich im paläontologischen Institute der Wiener Universität und im Museum der geologischen Staatsanstalt in Wien.) (Fig. *6*, *8*, *11* in ca. $^1/_6$ der natürlichen Größe, alle übrigen Figuren in ca. $^1/_4$ der natürlichen Größe.)

sein können wie in der Gegenwart oder in der Eiszeit. Das wird vor allem durch den Ring fossiler Floren rund um den Pol bewiesen, von denen wir früher einige — die von Grinnelland, Grönland und Spitzbergen — besprochen haben. Wir kennen Miozänfloren von diesen Orten wie von Banksland, Sitka, Alaska, Kamtschatka und von der unteren Lena; nur Banksland enthält eine ortsfremde Flora, da die dortigen miozänen Pflanzenreste eine Anschwemmung von Treibhölzern darstellen. Immerhin genügen diese bis jetzt bekannten Miozänfloren der arktischen Gebiete, um ein wärmeres Klima dieser Regionen zur Miozänzeit festzustellen. Der Einbruch der Eiszeit und

der mit ihm zusammenhängende Kaltwassereinbruch in die großen Meerestiefen mußte, wie das Beispiel der Vernichtung von Lopholatilus chamaeleonticeps im Bereiche des Golfstroms an der Küste von Neu-England infolge eines plötzlichen Kaltwassereinbruches im Jahre 1882 zeigt, die Vernichtung der miozänen Tiefseefischfauna zur Folge haben (28). Nun konnten erst langsam jene Arten und Gattungen, die schon in der Miozänzeit in tieferen Wasserschichten lebten, ohne ausgesprochene „Tiefseeformen“ zu sein, die ausgestorbenen Regionen der Tiefsee von neuem erobern. Daraus erklärt sich der namentlich von A. BRAUER betonte „moderne“ Charakter der lebenden Tiefseefischfauna. Es würde jedoch zu weit gehen, aus dem Vorkommen von Macruriden in den Tegeln des Wiener Beckens den Schluß zu ziehen, daß diese Sedimente Tiefseeablagerungen darstellen. Damit soll aber nicht geleugnet werden, daß auf dem bisher noch immer nicht erschlossenen Boden des Wiener Beckens, das eine Tiefe von 1000 m und darüber erreicht haben dürfte, Lebensverhältnisse herrschten, wie sie heute für die Gebiete unterhalb der 350 m-Linie bezeichnend sind; nur sind wir bisher, da noch keine Tiefbohrung diese tiefsten Teile des Wiener Beckens erreicht hat, nicht in der Lage, darüber mehr als eine bloße Vermutung zu äußern. Die tiefste Bohrung, die am Rande des Wiener Beckens niedergebracht wurde, erreichte nach den Mitteilungen von F. TOULA die Tiefe von 600 m (29), ohne den Felsgrund des Beckens zu erreichen. Sie befand sich in etwa 3 km Entfernung von der westlichen Steilküste des Wiener Beckens; wir dürfen jedoch daraus nicht den Schluß ziehen, daß sich das Gefälle des Meeresbodens mit gleich starker Neigung bis zum Mittelpunkte des Beckens in die Tiefe senkte. Das Wiener Becken stellt einen zur Tiefe niedergebrochenen Teil des Wiener Waldes und der an ihn anschließenden nördlichen Kalkzone der Alpen dar (30) und die Tiefe des Meeresbodens kann daher schon nahe dem Randbruche, der die Steilküste des Meeresbeckens bildete, vielleicht nur um weniges geringer gewesen sein als die Bodenteile in der Mitte des Einbruches zwischen dem Randbruche und dem Leithagebirge; die Oberfläche des Meeresbodens dürfte ziemliche Niveauunterschiede besessen haben. Aus der Bohrung von Liesing, die 1913 auf 600 m niedergestoßen wurde, sind zahlreiche Foraminiferen in allen Schichten zwischen 188—228 m als obere Grenze und 600 m als untere Grenze gefunden worden, die jedoch keinen sicheren Schluß auf die Tiefe zulassen, in der diese Schichten zur Ablagerung gelangt sind.

An den seichten Uferstellen, in den sandigen Buchten und schlammigen Strandstellen des Miozänmeeres häuften sich stellenweise die Austern zu „Bänken“ an. Unter ihnen war Ostrea crassis-

sima eine wahre Riesenform; sie hat an einzelnen Stellen, wie am Judenfreythof bei Kuenring und Nodendorf an den Leiser Bergen, besonders aber in den Buchten der Felsküsten von Horn, Eggenburg und Gauderndorf in Niederösterreich in großen Mengen gelebt. In den Leithakalkbildungen des „inneralpinen Wiener Beckens" trifft man in der Regel nur die Schalen kleiner Austern an. Vermengt mit diesen treten die Gehäuse zahlreicher großer Seeigel auf, unter denen die Gattung Clypeaster am häufigsten ist, begleitet von zahllosen Typen der reichen Strandfauna des Wiener Beckens.

Die Fauna der offenen See, die in der Miozänzeit das Wiener Becken bevölkerte, ist uns nur durch die Reste bekannt, die von verwesten und durch die Strömung an das Ufer geschwemmten Tieren stammen.



Fig. 197. Zahn von Carcharodon megalodon, einem Haifisch aus den miozänen Leithakalkbildungen des Wiener Beckens. $^1/_2$ natürliche Größe. Original im paläontologischen Institut der Wiener Universität.



Fig. 198. Lendenwirbel von Cetotherium ambiguum, Brdt., aus den sarmatischen (obermiozänen) Ablagerungen des Leithagebirges, in $^3/_5$ der natürlichen Größe. — Original im naturhistorischen Staatsmuseum in Wien.

Unter den Hochseeformen war eine der gewaltigsten Typen der riesige Carcharodon megalodon, vielleicht der größte Haifisch aller Zeiten (Titelbild), der die größten lebenden Haifische um ein vielfaches an Körpergröße übertroffen haben muß, so weit dies aus den riesigen Zähnen (Fig. 197) geschlossen werden kann, die sich an verschiedenen Orten in den Strandablagerungen des Wiener Beckens gefunden haben. Zahlreiche andere Haifische tummelten sich in den Gewässern und ihre Zähne gehören stellenweise zu den häufigsten Funden fossiler Wirbeltiere in den Küstenablagerungen der damaligen Zeit. Viel seltener sind die Zähne und Knochenteile anderer Fische. Nur in den Strandsanden von Neudorf an der March an der Ostseite des Wiener Beckens sind Zähne

von Spariden (Meerbrassen) sehr häufig, vor allem Zähne von Fischen aus der Verwandtschaft der Orada der Adria (Fig. 193).

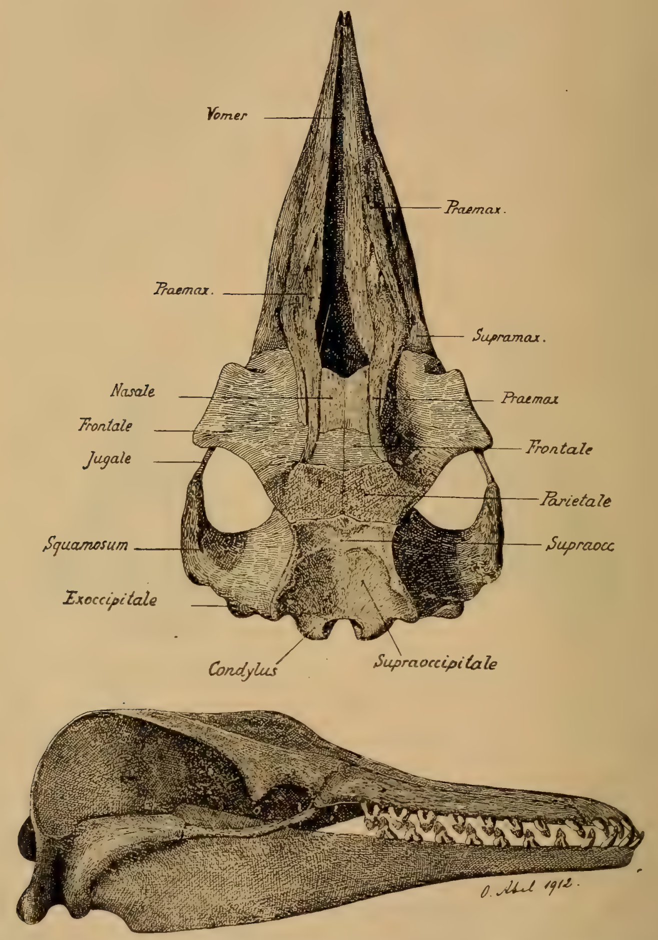


Fig. 199. Rekonstruktion des Schädels von Patriocetus Ehrlichi, einer Übergangsform von den Urwalen (Archaeoceten) zu den Bartenwalen (Mystacoceten), aus dem oberen Oligozän von Linz in Oberösterreich. Die Schädellänge beträgt 65 cm. (Nach O. Abel, 1913.)

An einigen Stellen sind Reste von Seeschildkröten gefunden worden. Der interessanteste Fund dieser Art ist die Entdeckung des Rückenpanzers einer großen, der lebenden Lederschild-

kröte verwandten Art, Psephophorus polygonus, bei Neudorf an der March gewesen; die erhaltenen Reste lassen auf eine bedeutende Körpergröße dieser Meeresschildkröte schließen, die vielleicht 2 m Länge erreicht hat (31).

In der offenen See tummelten sich zahlreiche Wale. Die größten Vertreter dieses Säugetierstammes waren Bartenwale der Gattung Cetotherium (Fig. 198), die bereits in den Grundzügen die Merkmale der heute noch lebenden Balaenopteriden oder Furchenwale besaß; die Kiefer hatten bei den erwachsenen Tieren keine Zähne mehr, trugen aber wahrscheinlich ebenso wie bei den lebenden Arten der Familie während des Embryonallebens eine Reihe rudimentärer Zähne, die letzten Reste des ehemals beiderseits oben und unten aus je 11 Zähnen, also im ganzen aus 44 Zähnen bestehenden Gebisses, wie dies noch bei dem Urwal aus dem Oberoligozän aus Linz, Patriocetus Ehrlichi (Fig. 199), der Fall war. In den Strandbildungen des Leithagebirges sind wiederholt Unterkiefer und Wirbel fossiler Bartenwale gefunden worden, die der Gattung Cetotherium angehören (Fig. 198); aus diesen Arten ist wohl der kleine Pachyacanthus, ein kranker Bartenwalstamm der sarmatischen Zeit, hervorgegangen, dessen Reste (Pachyacanthus Suessi) sich in den sarmatischen Tegeln von Heiligenstadt, Nußdorf und Hernals im Boden Wiens sowie am Strande des Leithagebirges gefunden haben. Die Knochen dieses krankhaft veränderten Wales, der bisher nur aus dem Wiener Becken bekannt ist, zeigen die Erscheinungen einer hochgradigen Pachyostose, die zu einer Verengerung des Rückenmarkkanales (Fig. 200) und zu einer enormen, an die Verdickung der Sirenenrippen erinnernden Auftreibung der Rippen geführt hat. Ob diese Krankheitserscheinung eine Folge der während der sarmatischen Zeit, also nach Unterbrechung der Meeresverbindung am Außensaume der Alpen eingetretenen Abschnürung des Wiener Beckens vom Mittelmeere war, die zu einer durchgreifenden Änderung des Salzgehaltes geführt haben muß, oder ob diese Erscheinung auf andere Ursachen zurückzuführen ist, entzieht sich einstweilen unserer Beurteilung (32).



Fig. 200. Wirbel von Pachyacanthus Suessi, Brandt, aus dem oberen Miozän (Sarmatische Stufe) des Wiener Beckens (Wien). Die Auftreibungen der Fortsätze des Wirbels sind bei allen Skeletteilen dieses kleinen, degenerierten Bartenwales zu beobachten und zeigen die Erscheinung der Pachyostose, einer für diese Gattung und Art bezeichnende, sonst aber sehr seltene Knochenkrankheit. 1/2 der natürlichen Größe. (Photographie von Ing. F. HAFFERL.)

Unter den in der offenen See sich tummelnden Zahnwalen dürfte der langschnauzige Cyrtodelphis sulcatus (Titelbild und Fig. 201) die auffallendste Form gewesen sein. Seine lebenden Verwandten sind in den langschnauzigen Zahnwalen zu suchen, von denen Inia im Amazonenstrom, Pontoporia (Stenodelphis) im Rio de la Plata und Platanista in den großen indischen Strömen lebt, die letzten Vertreter einer im Miozän in allen warmen Meeren verbreitet gewesenen Gruppe von Walen, die als die Nachkommen der Haizahnwale oder Squalodontiden zu betrachten sind, von denen bisher noch keine Spuren in den Miozänablagerungen des Wiener Beckens gefunden wurden.

Fig. 201. Rekonstruktion des Skelettes von Cyrtodelphis sulcatus, Gervais, aus dem Miozän Mittel- und Südeuropas. Schädellänge ungefähr 80 cm. (Originalzeichnung.)

Ob schon in der Zeit der Leithakalkbildungen Seehunde die Küsten des Wiener Beckens bevölkerten, ist sehr zweifelhaft. Die ersten Reste (Phoca vindobonensis und Phoca holitschensis) treten in den Ablagerungen der sarmatischen Stufe Österreich-Ungarns auf. Wahrscheinlich sind sie zu den wenigen in der oberen Miozänzeit von Osten her eingewanderten Typen zu zählen. Sie unterscheiden sich nur unbedeutend von den lebenden Vertretern der Seehunde oder Phociden.

An den mit Algen bewachsenen Abstürzen der Felsküsten des Wiener Beckens weideten große Seekühe (Metaxytherium Petersi). Ein bis auf den fehlenden Schädel fast vollständiges Skelett dieser Art ist im Leithakalk von Hainburg, ein anderes, weniger gut erhaltenes in den Strandsanden von Ottakring in Wien gefunden worden (33). An verschiedenen Stellen hat man einzelne Backenzähne dieser Art oder die Trümmer ihrer schweren, dicken Rippen gefunden, während nur wenige Reste des Schädels und der Wirbel vorliegen. Das Tier hat ungefähr die Größe des lebenden Dugongs erreicht und dürfte

in seinem Aussehen kaum wesentlich von diesem verschieden gewesen sein.

Daß wir in den Strandbildungen des Wiener Beckens nur so wenige vollständiger erhaltene Skelette finden, erklärt sich leicht aus den Erscheinungen, unter denen in der Gegenwart Wirbeltierreste in Meeresstrandablagerungen eingebettet und „fossil" werden. Verendet ein Wal auf hoher See, so wird der Kadaver, von Verwesungsgasen aufgetrieben, auf der Meeresoberfläche von der Strömung an die Küste geschwemmt. Nur in ruhigen Buchten, wo sich feiner Sand oder Sandschlamm anhäuft, sind die Bedingungen einer raschen Einbettung des Kadavers gegeben, der meist schon mit losgelöstem Unterkiefer an die Küste getrieben wird; bei der Verwesung löst sich in der Regel der Unterkiefer zuerst vom Körper los und sinkt in die Tiefe, wo er von den Schlammschichten des Meeresbodens umhüllt wird, während der übrige Teil des Kadavers gegen die Küste treibt. Wo starke Brandung herrscht, da wird der namentlich in warmen Klimaten rasch zerfallende Leichnam bald zerfetzt, der Brustkorb gelockert und auseinandergerissen, der Schädel zerbrochen, die Zähne aus dem Verbande mit den Alveolen gelöst und die Rippen weithin über den Strand verstreut. Manche Teile werden von am Strande nach Nahrung suchenden Aasfressern verschleppt und so geht die Zerstörung eines Wirbeltierkadavers am Strande sehr rasch vonstatten. Zahlreichere Reste finden sich nur dort, wo die Strömungen immer wieder neue Kadaver an die Küste treiben, die hier liegen bleiben und nicht mehr von den zurückflutenden Wellen in die Tiefe gerissen werden. So erklärt sich das verhältnismäßig häufige Vorkommen von freilich nur vereinzelten und aus dem Skelettverbande gerissenen Knochen in den feinen Sandschichten von Au bei Hof am Leithagebirge und das Vorkommen der zahlreichen Fischzähne und anderer Wirbeltierreste bei Neudorf an der March. Dieselben Bedingungen, nämlich beständige, in eine Bucht eindringende Meeresströmungen, haben auch zur sarmatischen Zeit die Zusammenschwemmung der zahlreichen Reste von Walen und Robben nebst anderen Wirbeltieren in den ruhigen Buchten von Nußdorf, Heiligenstadt und Hernals in Wien bewirkt. In größerem Maßstabe haben derartige Zusammenschwemmungen in der miozänen Meeresbucht von Antwerpen stattgefunden, wo viele tausende Walleichen und Leichenteile in den schwarzen Pectunculus-Sanden begraben liegen, ebenso wie in der Gegenwart von weither die Leichen von auf hoher See verendeten Walen im Golfe von Biscaya zusammengetrieben werden. Diese Ursachen sind es, die an einzelnen Fundorten eine Häufung von Knochen und Zähnen bewirken und die Ablagerungen des Miozänmeeres von Antwerpen zu einem Wal-

friedhof gemacht haben, aus dem bei Anlage der Fortifikationen zu Anfang der 60er Jahre des 19. Jahrhunderts die Knochen wagenweise in das Museum nach Brüssel geschafft werden konnteu. Die gleichen Ursachen haben wohl auch der Hauptsache nach die Anhäufung der zahllosen Leichen von Ichthyosauriern und anderen Meerestieren in den Liasschiefern von Holzmaden in Württemberg bedingt; ihre meist gute Erhaltung ist dagegen auf ganz besondere Umstände zurückzuführen, von denen noch später die Rede sein wird.

Versuchen wir es nunmehr, uns in die Zeit zurückzuversetzen, da das Meer im Wiener Becken flutete. Feiner, gelber Sand bedeckt den seicht in das Meer abfallenden Strand einer kleinen Bucht, der sich weiter in die von weißem Gischt begrenzte Felsküste fortsetzt. Die in die Bucht sacht hereinrollenden Wogen werfen mit jedem Wellenschlag zahllose Schalen sandbewohnender Konchylien an den Strand; bunte Schneckengehäuse, unter ihnen die prächtigen Schalen von Strombus, Voluta, Conus und vielen hundert anderen Schneckenarten werden mit den Klappen zahlreicher Muscheln, darunter großen Exemplaren von Pectunculus pilosus, Austern, Pholadomya alpina, Panopaea Menardi, Lutraria oblonga, zahlreichen verschiedenen Tellinen, Lucinen, Cardien, Venusarten und gemengt mit großen Klappen verschiedener Kammuscheln (Pecten) an den Strand geschwemmt. Da und dort ist ein großer Seeigel der Gattung Scutella (Fig. 202), die sich durch ihre flache Gestalt kennzeichnet, neben den schönen, kegelförmigen Clypeasterarten von den Wogen aus den tieferen Gründen mit heraufgebracht worden und gestrandet. Zwischen diesen, zu hunderttausenden angeschwemmten Muschelschalen und Schneckengehäusen liegt ein großes Treibholz, durch und durch zerlöchert von den Bohrgängen einer Muschel, des „Schiffsbohrwurms“ (Teredo navalis), während einige Stücke weicheren Koniferenholzes, das von den Föhrenwäldern irgendeines Küstenstriches stammt, die eigentümlichen Zerstörungsspuren zeigen, wie sie von einem Amphipoden (Chelura terebrans) noch heute in der Adria erzeugt werden.

Mit diesen, zum Teile verendet, zum Teile aber noch lebend ans Ufer geworfenen Tieren und Tierresten ist auch der Kadaver einer Lippenschildkröte oder Trionychide an das Ufer geschwemmt worden. Zahlreiche kleine Krabben sind damit beschäftigt, an diesem Kadaver ihre Mahlzeit zu halten. Der Sand ist vermischt mit Millionen kleiner Organismen aus der Gruppe der Foraminiferen; einzelne Stellen des Strandes sind fast ausschließlich mit den winzigen Schalen dieser mikroskopisch kleinen Wurzelfüßer bedeckt, unter denen die verschiedenen Arten der Gattungen Polystomella, Amphistegina, Biloculina, Triloculina, Quinqueloculina, Nodosaria, Cristel-

laria, Polymorphina, Uvigerina, Textularia, Plecanium, Bulimina, Truncatulina, Globigerina, Nonionina und viele andere in Millionen von Exemplaren auftreten. Daneben liegen Scheren und Panzerteile von Krabben. Spongiennadeln, Seeigelstacheln und Fragmente von Seeigelschalen, Wurmröhren, der Laich von Murexarten, zerfetzte Reste von Grünalgen und Blasentangen, Seeknödel und Medusen. Zwischen diesen ausgeworfenen Organismen und Resten von solchen laufen geschäftige Krabben hin und her. —



Fig. 202. Ventralseite von Scutella vindobonensis, Laube, ein sehr niedrig gebauter Seeigel aus den Strandablagerungen von Kalksburg im Wiener Becken. ca. $^{4}/_{7}$ der natürlichen Größe. Original im paläontologischen Institute der Wiener Universität.

Die Wogen wälzen einen großen Kadaver langsam näher an den Strand heran. Es ist eine verendete Seekuh, deren Bauch, von Verwesungsgasen prall aufgetrieben, halbkugelförmig von Zeit zu Zeit aus den Wogen auftaucht. Nun schiebt eine stärkere Woge die Leiche an den Sandstrand. Der Kadaver ist bereits im Zustand vorgeschrittener Verwesung; der Kopf hängt nur mehr lose am Rumpf, der Unterkiefer ist bereits früher in den Wogen versunken. Nun liegt der verwesende Kadaver am Strande; er bohrt sich, von den Wellen noch ein wenig bewegt, langsam tiefer in den weichen, feuchten Sand ein. Aber erst nach einigen Tagen wird bei einer einsetzenden

Hochflut die Leiche von einer Sandschicht überdeckt und derart vor weiterer Zerstörung geschützt werden. —

Unter den angeschwemmten Resten von Lebewesen liegen zwischen verschiedenen Pflanzentrümmern zahlreiche Zapfen von Föhren. Sie stammen aus den Macchien der gegenüberliegenden Inseln oder aus den dunkeln Föhrenwäldern, die sich dem Steilrande des Wiener Beckens entlang ziehen und der Küstenregion einen Anblick verleihen, der an die bewaldete Insel Meleda in Dalmatien erinnert. —

Wieder rollen die Wogen einen Knochen an den Strand. Es ist der erste Halswirbel oder Atlas eines großen Säugetiers; nur die Waldgebiete, die bis an das Meeresufer heranreichen, beherbergen diese Großsäugetiere. Aus dem Flusse, der sich von Süden her in das Wiener Becken in der Gegend von Gloggnitz ergießt, ist wohl bei einem stärkeren Regengusse und dem darauf einsetzenden Hochwasser der Kadaver eines Mastodon angustidens, dem dieser Atlas angehörte, in die See getrieben worden. —

Weiter draußen auf hoher See springen einzelne Delphine rasch hintereinander aus den Wogen. Hinter ihnen wird die dreieckige Flosse des großen Seeräubers des Miozänmeeres, des Carcharodon megalodon, sichtbar. —

Das weiß umbrandete Steilufer zieht sich weiter nach Süden. Das dichte Unterholz der Föhrenwälder lichtet sich; am versumpften Ufer eines in das Meer mündenden kleinen Baches schreitet ein großer Bulle des Mastodon angustidens, fortwährend sichernd, der Tränke zu; am gegenüberliegenden Ufer treten zwei kleine Dinotherien aus dem Dickicht hervor (Fig. 203).

An den versumpften Rändern des Waldbaches herrscht reges Leben. Auf einem Zweige, der tief über das Wasser herabhängt, liegt bewegungslos eine sich sonnende große Trionyx, bereit, bei dem geringsten verdächtigen Geräusche sich in das dunkle Wasser fallen zu lassen und dem Verfolger zu entfliehen. Wahrscheinlich haben schon die Wildhunde der Miozänzeit, worauf F. Koenig in seiner lebensvollen Schilderung des Lebens im Miozänwald aufmerksam gemacht hat (34), ebenso wie die malayischen Wildhunde der Jetztzeit nach Schildkröten gejagt. Freilich drohen der Trionyx auch im Wasser Gefahren und vielleicht noch ernstere als vor den Raubtieren der Sumpfufer, denn das dunkle Wasser beherbergt zahlreiche große Krokodile, vor denen selbst der Aufenthalt in den Lachen unterhalb des tief herabhängenden Ufergebüsches keinen Schutz bietet, da die gefräßigen Räuber auch diese Teile des Gewässers absuchen.

Über die Lichtung ziehen mit lautem Ruf zahlreiche Pelikane, die in dichtem Schwarm an der Stelle einfallen, wo der Waldbach in das Meer mündet. —

Im Walddickicht brechen Zweige; ein gewaltiges Aceratherium tritt auf die Lichtung aus dem Waldesdunkel heraus. Hier stehen nur vereinzelte Föhren auf den trockeneren Stellen; nahe dem Wasser



Fig. 203. Mastodon angustidens und Dinotherium bavaricum im Sumpfwalde der mittleren Miozänzeit Österreichs. Nach einem Aquarell von O. ABEL, 1916.

herrschen Ahorne und Pappeln vor, die dem Sumpfwalde seinen Grundzug verleihen. Dem Nashorn, richtiger dem „Nashorn ohne Horn", folgt, den Kopf tief zu Boden gesenkt, ein Tapir.

Flußaufwärts wiederholen sich die Bilder der Tierwelt vom Unterlaufe des Baches, aber neue Elemente treten dazu. Rudel von hornlosen Hirschen, die der Gattung Palaeomeryx angehören, ziehen zur Tränke; weiter steht eine Herde des dreizehigen, kleinen Miozänpferdes, des Anchitherium aurelianense; dann folgen wieder Rudel von kleinen Muntjakhirschen, Arten der Gattung Dicroceros. Im Gezweige lärmen die langarmigen Gibbons und zahllose Vögel.

In einer kleinen Bucht des Bachlaufes schwimmt, von Verwesungsgasen trommelförmig aufgetrieben, der Kadaver eines großen Ebers mit gewaltigen Hauern, Listriodon splendens. Erst ein nach einem der häufigen Gewitter einsetzendes Hochwasser wird die verweste und bis dahin schon von verschiedenen Aasfressern angefressene und zerrissene Leiche hinaus in das Meer treiben, bis die zerstückelten Reste an irgendeiner ruhigen Stelle in einer Bucht oder an dem flachen Sandstrande zur Ruhe gelangen. —

In großen Zügen sind die Linien der späteren Flußläufe bereits in der Landschaft vorgezeichnet, wie das Murtal, in dessen versumpften Teilen sich Braunkohlenwälder und Zypressensümpfe ausdehnen. Wenn bei schweren Wettern Blitzschläge zünden, flammt das ausgetrocknete Gezweige auf und der Wald brennt nieder. In der Braunkohle von Voitsberg in Steiermark hat man in den tonigen Hangendschichten des Flözes eine Lage von Holzkohle gefunden, die den Beleg für einen derartigen Waldbrand darstellt, der die Bäume bis zu ihren Wurzeln einäscherte (35).

Mächtige Sequoien, die Verwandten der lebenden Mammutbäume Nordamerikas, ragen mit ihren stolzen Kronen über die niedigeren Bäume des Waldes, der sich in geschlossenen Massen gegen die Kalkplateaus des Schneeberges und der Raxgruppe bergan zieht, nur da und dort unterbrochen von Lichtungen, die jene Stellen bezeichnen, wo ein Blitzschlag gezündet hat und der Boden von den verkohlten Baumriesen bedeckt ist. Hoch hinauf zieht sich der Wald, aber auf den Hochgebirgsgipfeln lichtet er sich und wird von Alpenmatten mit Alpenrosen, Gentianen, Primeln und zahllosen anderen bunten, niedrigen Blütenpflanzen abgelöst.

Weit draußen im Nordosten flutet das blaue Meer, dessen Ostufer durch den Innenrand der Karpathen gebildet wird; die Umrisse der vielen kleinen und großen Inseln, die das Wiener Becken im Osten abschließen und dem Absturz vorgelagert sind, der als Bruchrand die Flyschzone und die Kalkalpen durchschneidet, sind in scharfen Linien sichtbar. —

Wenn wir heute an einem klaren Wintertage von der Höhe des Wiener Schneeberges gegen die Tiefebene hinabschauen, die sich über das weite Gebiet ausspannt, über dem in der Miozänzeit

das Meer flutete, und wenn Tiefennebel über den Niederungen liegen, so gibt dieses Bild einer weißen, von der Sonne beschienenen Fläche eine greifbare Vorstellung von dem Aussehen der Landschaft in der Zeit ihrer Überflutung durch das Mediterranmeer (Fig. 204).



Fig. 204. Karte des Miozänmeeres in Europa. Das Untermiozän (Burdigalien) und Mittelmiozän (Helvetien) sind zusammengezogen, das obere Miozän aber nicht berücksichtigt; in dieser Zeit war die Verbindung des Mittelmeeres mit den großen zentraleuropäischen Buchten bereits abgeschnitten und es befand sich hier ein großes, weit nach Südrußland hineinreichendes Binnenmeer mit einer sehr verarmten Mediterranfauna, das „sarmatische“ Meer. (Aus O. Abel: „Bau und Geschichte der Erde“, Wien und Leipzig, 1909.)

Und wenn wir im Frühjahre zwischen den blühenden Pflanzen auf den Alpenmatten des Schneeberges lagern, so wirkt der bunte Teppich der Hochalpenflora als eine Erinnerung an die ferne zurückliegende Zeit, in der das Meer die Ufer des Wiener Beckens bespülte und in den Sumpfwäldern die längst verschwundene Fauna des Mastodon angustidens lebte.

Literaturnachweise.

(1) C. Freiherr von Ettingshausen, Die fossile Flora von Leoben in Steiermark. — (Denkschriften d. kais. Akademie der Wissenschaften in Wien, Bd. LIV, Wien 1888.) — J. Dreger, Die geologische Aufnahme der NW-Sektion des Kartenblattes Marburg und die Schichten von Eibiswald in Steiermark. — (Übersichtstabellen der Fauna und Flora, p. 90—102, Verhandl. k. k. geolog. Reichsanstalt, Wien 1902).

(2) G. Schlesinger, Die Mastodonten des k. k. naturhistorischen Hofmuseums. — (Denkschriften des k. k. naturhistorischen Hofmuseums in Wien, Bd. I, 1917).

(3) O. Abel, Die Rekonstruktion von Mastodon angustidens. — (Naturwissenschaftliche Wochenschrift, N. F., Bd. XVIII (d. g. R., Bd. XXXIV), Nr. 16, 20. April 1919, p. 217).

(4) Derselbe, Die Rekonstruktion des Diplodocus. — (Abhandlungen d. k. k. Zoolog.-botan. Ges. in Wien, Bd. V, 3. Heft, Jena 1910, p. 4). — O. Abel, Allgemeine Paläontologie. — (Sammlung Göschen, Berlin u. Leipzig 1917, p. 83).

(5) Das im naturhistorischen Staatsmuseum in Wien aufgestellte Skelett eines Dinotherium bavaricum, das 1883 in einem Kalksteinbruche nächst dem Mineralmoore bei Franzensbad in Böhmen entdeckt wurde, ist zum größten Teile rekonstruiert, wobei auf die Dimensionen der einzelnen Knochen nicht die notwendige Rücksicht genommen wurde. Da die rekonstruierten Teile weder durch Farbe noch sonst irgendwie als solche bezeichnet sind, und außerdem nur eine in einer Populärzeitschrift veröffentlichte Mitteilung über dieses Skelett (E. Kittl, Das Dinotheriumskelett von Franzensbad im k. k. naturhistorischen Hofmuseum. — Wochenschrift „Urania", Wien, I. Jahrg., 1908, Nr. 12, p. 1—2, Textfig.) erschienen ist, so liegt hier ein Musterbeispiel für den Vorgang vor, den ich (vgl. oben, Anm. 4) kritisiert habe.

(6) O. Abel, Kritische Untersuchungen über die paläogenen Rhinocerotiden Europas. — Abhandlungen der k. k. geolog. Reichsanstalt, Wien, Bd. XX, 3. Heft, 1910.

(7) M. Schlosser, Die fossilen Säugetiere Chinas nebst einer Odontographie der rezenten Antilopen. — (Abhandlungen d. kgl. bayr. Akademie d. Wiss., München, II. Cl., Bd. XXII, 1. Abt., 1903, p. 76).

(8) A. Hofmann und A. Zdarsky, Beitrag zur Säugetierfauna von Leoben. — (Jahrbuch der k. k. geol. Reichsanstalt in Wien, Bd. LIV, 1905, p. 589). — A. Zdarsky, Die miozäne Säugetierfauna von Leoben. — (Ebenda, Bd. LIX, 1909, p. 276).

(9) M. Schlosser, Die fossilen Cavicornia von Samos. — (Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns und des Orients, Bd. XVII, Wien 1904, p. 84).

(10) O. Fraas, Die Fauna von Steinheim. — (Württembergische naturwiss. Jahreshefte. — Stuttgart 1870, p. 150).

(11) M. Schlosser, Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste aus den süddeutschen Bohnerzen. — (Geolog. u. Paläontol. Abh., N. F., Bd. V, 3. Heft, Jena 1902, p. 124).

(12) O. Abel, Studien über die Lebensweise von Chalicotherium. — (Acta Zoologica, Stockholm, Bd. I, 1920, p. 21).

(13) Derselbe, Zwei neue Menschenaffen aus den Leithakalkbildungen des Wiener Beckens. — (Sitzungsberichte d. kais. Akad. d. Wiss., Wien, Bd. CXI, 1. Abt., Dezember 1902, p. 1171).

(14) A. Hofmann, Die Fauna von Göriach. — (Abhandl. k. k. geol. Reichsanstalt in Wien, Bd. XV, 6. Heft, 1893, p. 6—18, Taf. I). — W. K. Gregory, Studies on the Evolution of the Primates. — (Bulletin Amer. Museum Nat. Hist., New York, Vol. XXXV, Art. XIX, June 1916, p. 301).

(15) H. Pohlig, Paidopithex rhenanus n. g. n. sp., le Singe anthropomorphe du Pliocène rhénan. — (Bulletin Soc. Belge de Géologie, Paléont. etc., T. IX, 1895, P.-V., 28. Octobre).

(16) O. Abel, Das Entwicklungszentrum der Hominiden. — Sitzungsberichte der Anthropologischen Ges. in Wien, 1918—1919, p. (25), (27)—(29).

(17) F. Siebenrock, Testudo kalksburgensis Toula aus dem Leithagebirge. — (Jahrb. d. k. k. geol. Reichsanstalt in Wien, Bd. LXIV, 1914, p. 357). — Die Schild-

kröten Niederösterreichs vor der Eiszeit. — (Blätter für Naturkunde und Naturschutz, III. Jahrgang, 1916, 1. Juli 1916, 4. Heft).

(18) Aus Eibiswald in Steiermark hat K. Kramberger (Verhandlungen d. k. k. geol. Reichsanstalt, 1882) vier Arten beschrieben: Leuciscus macrurus Ag., Leuciscus Bosniaski Bass., Scardinius homospondylus Heckel, Gobius brevis Ag.

(19) L. von Ammon, Tertiäre Vogelreste von Regensburg und die jungmiozäne Vogelwelt. — (Abhandl. d. naturwiss. Vereins zu Regensburg, München 1918, 12. Heft). — Im ganzen sind etwa 60 Vogelarten aus dem jüngeren Miozän Europas bekannt, deren Mehrzahl aus Wasser- und Sumpfvögeln besteht, neben denen nur vereinzelte Reste von Falken, Trappen, Bananenfressern, Racken, Spechten, Eulen und Singvögeln gefunden worden sind.

(20) Zur Ergänzung des Bildes von der Miozänflora Steiermarks ist neben der in der Anm. 1 genannten Abhandlung eine zweite desselben Verfassers von besonderer Wichtigkeit, die die Flora von Schönegg bei Wies in Steiermark zum Gegenstande hat. — (Denkschriften d. kais. Akad. d. Wiss., Wien, math.-naturw. Klasse, Bd. LVII und LVIII, 1890 und 1891). Eine kurze, übersichtliche Zusammenstellung unserer Kenntnisse von der Miozänflora Steiermarks findet sich in der freilich schon in mancher Hinsicht veralteten Skizze von C. Freiherrn von Ettingshausen: „Über die Braunkohlenfloren der Steiermark." (Graz, Geschichte und Topographie der Stadt und ihrer Umgebung, von F. Ilwof und K. F. Peters, Graz 1875, p. 384).

(21) R. von Wettstein, Die Geschichte unserer Alpenflora. — (Schriften d. Vereins z. Verbreitung naturw. Kenntnisse in Wien, Bd. XXXVI, 1896, p. 119).

(22) Indessen ist nicht unbedingt anzunehmen, daß in der Zeit der großen Vereisung der Alpen alles Pflanzenleben innerhalb des vereisten Gebietes erloschen zu sein braucht, da sich sehr leicht auf im Sommer ausapernden Felsen da und dort Reste der alten Flora erhalten haben dürften, wie man dies noch heute oberhalb der Schneegrenze beobachten kann.

(23) O. Heer, Die tertiäre Flora der Schweiz. — Winterthur 1855—1859.

(24) F. Doflein, Tierbau und Tierleben. — Leipzig u. Berlin 1914.

(25) R. J. Schubert, Die Fischotolithen des österr.-ungar. Tertiärs. — (Jahrb. d. k. k. geol. Reichsanstalt Wien, Bd. LI, 1901, p. 301; Bd. LV, 1905, p. 613; Bd. LVI, 1906, p. 623).

(26) A. Brauer, Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefseeexpedition auf dem Dampfer „Valdivia" 1898—1899. — Bd. XV, 1. Abt. (Tiefseefische). — 1906.

(27) O. Abel, Die Anpassungsformen der Wirbeltiere an das Meeresleben. — Vorträge des Vereins z. Verbreitung naturw. Kenntnisse in Wien. — 48. Jahrg., 14. Heft, Wien 1908. — Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. — Stuttgart 1912, p. 452.

(28) Es wird gelegentlich, so von F. Doflein (Tierbau und Tierleben, 1914, p. 514) angegeben, daß Lopholatilus nach seiner Vernichtung an der Küste Neu-Englands unter 40° Nord. im Jahre 1882 nicht wieder in dieses Gebiet zurückgekehrt ist. Vgl. dagegen G. A. Boulenger („Fishes", Cambridge Natural History, Vol. VII, London 1904, p. 661): „It was feared that the Tile-Fish was exterminated; this was not so, however, and the fish has reappeared in tolerable abundance within the last few years."

(29) F. Toula, Die Brunnentiefbohrungen der Staatseisenbahngesellschaft (1839—1845 und 1909). — Verhandlungen d. k. k. geol. Reichsanstalt in Wien, 1913, p. 239.

(30) Eine einfache Überlegung zeigt, daß der Boden des Wiener Beckens ein der ehemaligen Landoberfläche entsprechendes Relief besessen haben muß, in ähnlicher,

wenn auch nicht derselben Ausbildung wie die der dalmatinischen Küste vorgelagerten Meeresgründe der Adria.

(31) O. ABEL, Die Stämme der Wirbeltiere. — Berlin u. Leipzig 1919, p. 405, Fig. 315 (Photographie des im Museum der geolog. Staatsanstalt in Wien aufbewahrten Originals).

(32) Derselbe, Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. — 1912, p. 94.

(33) Das Skelett von Hainburg befindet sich im Museum der geologischen Staatsanstalt in Wien, jenes von Ottakring im naturhistorischen Staatsmuseum. — Vgl. O. ABEL, Die Sirenen der mediterranen Tertiärbildungen Österreichs. — Abhandl. d. k. k. geol. Reichsanstalt in Wien, Bd. XIX, 2. Heft, 1904.

(34) F. KOENIG, Über die Wirbeltierfunde in den österreichischen Bergwerken. (Musealtechnisch-rekonstruktive Bemerkungen.) — Österr. Zeitschrift für Berg- und Hüttenwesen, Wien 1914, Nr. 1, 2 und 4.

(35) K. F. PETERS, Die Braunkohle in der Steiermark. — In F. ILWOF und K. F. PETERS, Graz, Geschichte und Topographie, Graz 1875, p. 373: „Schon in Mannshöhe sah man eine Breccienlage aus Holzkohle, in mulmigtoniger Masse eingebettet, die kaum 4 cm starke Unterbrechung des kontinuierlichen Flötzwachstums durch einen starken Waldbrand, den der Blitz erregt haben mochte. An vielen Stellen zeigte sich bernsteinartiges Harz in den Längsfugen und bei genauer Aufmerksamkeit entdeckte man in feinen Querklüften auch hier die Anwesenheit des interessanten Kohlenwasserstoffes Hartit (Haidinger), der, wie RUMPF zuerst nachwies, als echtes Destillationsprodukt des Holzkörpers während seiner Metamorphose, niemals in Längsfugen eindringt und mit jenem Harze nicht das Mindeste zu schaffen hat."

Auch im miozänen Süßwasserton von Brünn, dessen merkwürdige Fauna A. RZEHAK beschrieben hat (Das Miozän von Brünn. — Bd. LVI d. Verhandl. d. naturforsch. Vereins in Brünn, 1919, p. 4) sind Holzkohlenstückchen entdeckt worden, die nach A. RZEHAK auf Brände infolge von Blitzschlägen hindeuten.

IV. Am Bridgersee zwischen den Vulkanen von Wyoming in der mittleren Eozänzeit.

Die fossilreichen Schichten des Bridgerbeckens von Wyoming sind seit dem Ende der 60er Jahre des vergangenen Jahrhunderts bekannt. J. A. VAN CARTER entdeckte sie 1869 und seither bildeten diese fast unerschöpflich erscheinenden Schichten die „Jagdgründe" einer großen Zahl von Paläozoologen, von J. LEIDY angefangen bis heute (1). Namen wie die von O. C. MARSH, E. D. COPE, J. L. WORTMAN, W. B. SCOTT, H. F. OSBORN, W. D. MATTHEW sind mit der Erforschung der reichen Tierwelt verknüpft, deren Reste in den Schichten des Bridgerbeckens begraben liegen und uns einen verhältnismäßig vollständigen Einblick in das Tierleben Nordamerikas in der mittleren Eozänzeit gestatten.

Einst war das Gebiet der Bridger-Beds eine Sumpf- und Seenlandschaft mit reicher Vegetation; Flüsse haben das Gebiet durchzogen, da und dort kam es zur Bildung von Braunkohlenflözen; Sumpf und Wald waren von Säugetieren reich bevölkert und in den Gewässern hausten neben zahllosen Fischen aus der Verwandtschaft der noch lebenden nordamerikanischen Gattungen Amia und Lepidosteus sowie Welsen (Rhineastes) verschiedene Sumpfschildkröten aus der Familie der Emyden und Trionychiden und zahlreiche Krokodile. An die sumpfigeren Striche grenzten da und dort trockenere Buschsteppen an, der Aufenthaltsort kleiner Pferde und riesiger Landschildkröten der Gattung Hadrianus, die eine Panzerlänge von 1 m erreichten, während die waldigen Gebiete die Verstecke einer außerordentlich reichen Raubtierfauna waren, wie sie uns in gleicher Formenfülle sonst aus keiner anderen Zeit und aus keiner anderen Gegend bekannt geworden ist.

Die Schichten, welche in der nordamerikanischen Literatur als die „Bridger Beds" bezeichnet werden, erstrecken sich über ein Gebiet von 60 englischen Meilen Länge in nordsüdlicher Richtung bei 40 Meilen Breite, das, durch den von Westen nach Osten ziehenden Schienenstrang der Union Pacific Railroad in zwei Hälften zerlegt, im Westen durch den Green River und im Süden durch die Vor-

berge der Uinta-Mountains begrenzt wird; seine westliche Grenze ist nicht scharf (Fig. 205). Die Bridger Beds überlagern die in Süßwasserseen gebildeten fischreichen Green-River-Schichten und werden im Süden von den plistozänen Uinta-Conglomeraten an den Abhängen



Fig. 205. Verbreitungskarte der wichtigsten Eozänablagerungen (vorwiegend vulkanische Tuffe) der Bergregion des westlichen Nordamerikas. Die schräge schraffierten Gebiete bezeichnen die durch ihren Säugetierreichtum berühmt gewordenen Schichten:

1: Puerco Beds und Torrejon Beds (Neumexiko). — *2*: Wasatch Beds (Utah und Wyoming). — *3*: Big Horn Beds (Wasatch Beds), Wyoming. — *4*: Wind River Beds (Wyoming). — *5*: Huerfano (Colorado). — *6*: Bridger Beds (im Bridger Basin, Wyoming). — *7* und *10*: Washakie Beds (Wyoming). — *8*: Uinta Beds (Utah und Colorado). — *9*: (?) Fort Union Beds (Montana). (Nach F. Osborn.)

der Uinta-Mountains bedeckt. Die Schichtmassen, welche in etwa 550 m Gesamtmächtigkeit die „Bridger-Formation" zusammensetzen, bestehen der Hauptsache nach aus grauen und grünen vulkanischen Tuffen, die stellenweise mehr sandige, stellenweise mehr tonige Beimengungen enthalten. Zweifellos stammen die vulkanischen Aschen, die sich in der mittleren Eozänzeit im Bridger Becken zu so be-



Fig. 206. Verbreitungskarte der vulkanischen Laven, die in der Eozänzeit in dem auf Fig. 205 dargestellten Gebiete gefördert wurden. Die vulkanischen Tuffe, deren Verbreitung auf der Karte Fig. 205 eingezeichnet ist, stellen die verfestigten Aschen dieser Vulkane dar, deren Ausbrüche wiederholt die Vernichtung der in den Tuffen begrabenen Säugetiere zur Folge hatten. (Nach H. F. Osborn.)

deutenden Massen angehäuft haben, von den nicht in großer Ferne tätig gewesenen Vulkanen (Fig. 206).

Die gesamte Schichtenmasse der Bridger Beds läßt sich deutlich in fünf größere Schichtgruppen gliedern. Die älteste Gruppe, der Horizont A mit 60 m Mächtigkeit, hat die kleinste horizontale Ausdehnung und stellt, wie das Überwiegen der kalkigen Schiefer mit wenigen Einlagerungen von vulkanischen Aschenschichten beweist, einen Komplex von Schichten dar, die in einem Süßwassersee

zum Niederschlage gelangten. Hier herrschen auch in der Fossilführung Zustände, wie sie bei Seenablagerungen als normale Erscheinungen zu betrachten sind; unter den Tierarten überwiegen Teichmuscheln, die in einzelnen Horizonten ganze Bänke füllen. Fische, Krokodile und Schildkröten sind häufig, Säugetierreste jedoch sehr selten und nur als Bruchstücke erhalten. Das sind Erscheinungen, die uns zeigen, daß diese Süßwasserkalke in einer länger andauernden Periode normaler Lebensverhältnisse an den Ufern des Sees und im See selbst gebildet worden sind; die Säugetierreste sind entweder die Überbleibsel von Tieren, die am Lande verendeten und bei Regengüssen durch Wildbäche in den See geschwemmt wurden, oder die Reste von Mahlzeiten der Krokodile, welche ja auch heute noch manches zur Tränke kommende Säugetier zu überfallen und in die Tiefe zu reißen pflegen. Auf diese Weise sind wohl auch die großen Halbaffen, die im Plistozän auf Madagaskar lebten, von Krokodilen an der Tränke überfallen und in die Tiefe gezogen worden, wie die kreisrunden, von Krokodilzähnen herrührenden Löcher an verschiedenen Schädeln beweisen, die aus quartären Schichten des südöstlichen Madagaskars stammen und im Britischen Museum zu London aufbewahrt werden.

Sind also die Säugetierreste des untersten Horizontes der Bridgerschichten nur selten und auch dann nur fragmentarisch erhalten, so tritt uns an der Basis des nächst höheren Horizontes B von 140 m Mächtigkeit eine Fülle von Säugetieren, hier aber nicht nur in vereinzelten Bruckstücken, sondern in wohlerhaltenen, häufig vollständigen Skeletten entgegen. Tausende von Tierleichen sind in diesen Schichten bereits ausgegraben worden und viele tausende liegen noch unter der Decke der hangenden Schichten verborgen.

Diese merkwürdige Erscheinung des gehäuften Vorkommens so zahlreicher Säugetierleichen an der Basis des Horizontes B der Bridgerschichten erklärt sich sehr leicht, wenn wir uns die Frage nach der petrographischen Beschaffenheit dieser Schichten vorlegen. Es handelt sich hier nicht um Süßwasserkalke, Tone oder Schiefer, wie sie als normale Gesteinsabsätze eines Süßwassersees zu erwarten wären, sondern um vulkanische Tuffe (2). Diese Tuffe sind verfestigte vulkanische Aschen, die bei großen Eruptionen der Vulkane in Wyoming, Utah und Colorado über das Seengebiet niederfielen. Diese Aschenfälle waren wahrscheinlich von ausströmenden giftigen Dämpfen und Gasen begleitet, wie sie bei der großen Eruption des Mont Pelée auf Martinique beobachtet wurden; eine derartige Katastrophe tötete mit einem Schlage die Tierwelt, die an den Ufern des Bridgersees in der mittleren Eozänzeit lebte und daraus erklärt sich das Vorkommen der zahlreichen, nach vielen tausenden zählenden

Leichen an der Basis der Tuffschichten des Horizontes B der Bridgerformation. Besonders reich an guterhaltenen Skeletten sind die Aufschlüsse am Cottonwood Creek; diese Schichten entsprechen aber einem höheren Horizont als die Basis des Horizontes B. Die vulkanischen Eruptionen scheinen sich also oft wiederholt und jedesmal zu einer lokalen Vernichtung der Tierwelt an den Ufern des Bridgersees geführt zu haben; die Tuffschichten wechseln in der Schichtgruppe B mit kalkigen Seenablagerungen ab, die ruhigeren Zeiten entsprechen, in denen das verödete Gebiet wieder besiedelt worden war. Auch nach der Ablagerung der Schichtgruppe B trat wieder eine Periode ein, in welcher die Vulkane ruhig gewesen zu sein scheinen, da sich über die Tuffmassen der Gruppe B eine Kalkschieferlage ausbreitet. Diese Perioden der Ruhe und der Eruptionen haben noch mehrere Male miteinander abgewechselt; die Hauptmasse der Schichtgruppen C (90 m), D (100 m) und E (150 m) ist immer wieder von Tuffen gebildet. Immer von neuem drangen die Scharen der Säugetiere in das Gebiet vor und wanderten aus Gegenden ein, die außerhalb des verderblichen Bereiches der Vulkane lagen und immer wieder wurden diese Faunenbestände dezimiert oder vernichtet. Jedenfalls kann es sich aber bei diesen oft wiederholten Katastrophen nur um lokale Ereignisse handeln, die auf die Entwicklung der Säugetierwelt auf dem Boden Nordamerikas während der mittleren Eozänzeit keinen tieferen Einfluß auszuüben imstande waren (3). Daß sich diese Eruptionen auf lange Zeiträume verteilt haben müssen, geht aus der bedeutenden, 2200 m betragenden Gesamtmächtigkeit der alttertiären Tuffe Nordamerikas hervor; nicht nur in der Zeit der Ablagerung der Bridgerschichten, sondern auch in früherer Zeit, in der Wasatchformation (Untereozän) und in späterer Zeit, bis zur John-Day-Formation (Oligozän) fanden große vulkanische Eruptionen im westlichen Nordamerika statt. Auch die Washakie-Formation, die zum Teil von gleichem Alter ist wie die Bridgerformation, besteht, wie W. J. Sinclair 1909 gezeigt hat, aus Ablagerungen vulkanischen Ursprunges (4).

Das ganze Gebiet der Bridger Beds besteht heute aus nackten, von Wasserrissen tief zerfurchten Hügeln, die fast vegetationslos und überaus arm an Tieren sind. Das sind die „Mauvaises Terres“ oder die „Badlands“, die wasserarmen, in der Sommerzeit sonnendurchglühten, trostlosen Wüsten Wyomings, die uns nur durch die reichen Fossilfunde, die überall in den Wänden der Wasserrisse zutage treten, eine Vorstellung von der reichen Vegetation und Tierwelt zu verschaffen vermögen, die einstmals in diesem Gebiete herrschte. Zu den berühmtesten „Bad-Lands“-Landschaften gehören die tiefzerfurchten, im heißen Sonnenschein blendend hellen Stein-

wüsten, deren Schichten in verschiedenen grellen Farbentönen gefärbt sind, Gegenden, von denen die Figuren 207—210 eine anschauliche Vorstellung geben.

Das Bild, das wir uns von der Landschaft der Bridgerzeit entwerfen können, führt uns zu der Vorstellung von weiten, von reicher Vegetation umgrenzten Seen und Sümpfen, etwa von dem Charakter der Sumpfgebiete des oberen Nils oder der äquatorialen Gebiete Afrikas. Wir haben schon früher, als wir es versuchten, uns die Landschaft und das Tierleben der Pikermizeit wieder ins Leben zurückzurufen, einen Vergleich dieser Gebiete Afrikas mit der Land-

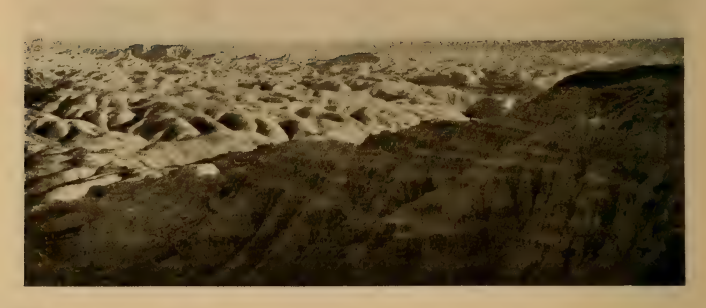


Fig. 207. Landschaftsbild aus den „Big Bad Lands" der Central Great Plains in Süddakota. — Die gerundeten Hügelformen, die von vollem Sonnenlicht beschienen sind, gehören dem Chadron Clay (Titanotheriumzone) an, die dem europäischen Ludien (oberstes Eozän), z. T. dem Sannoisien und Tongrien (unteres Oligozän) entspricht. In der Ferne sieht man diese Hügel von dem Brule Clay überlagert (= Stampien oder mittleres Oligozän Europas). Der Brule Clay enthält die sogenannte Oreodonfauna (Oreodonzone). (Nach N. H. Darton.)

schaft gezogen, in der die Pikermifauna in Attika lebte. Während aber die große Ähnlichkeit der heutigen Tierwelt der Massaisteppe mit der Tierwelt der unterpliozänen Buschsteppe von Pikermi unseren Vergleich auf Schritt und Tritt greifbare Formen und Farben gewinnen ließ, sehen wir uns bei den Vergleichen der Bridgerfauna mit irgendeiner der heute noch lebenden Wirbeltierfaunen der bei der Rekonstruktion der Pikermifauna naheliegenden Analogien beraubt. Freilich tritt uns auch in der Bridgerfauna ein Angehöriger der Pferdefamilie entgegen, das kleine, in zahlreichen Arten vertretene Pferdchen Orohippus, aber der Gegensatz zu den afrikanischen Equiden der Gegenwart ist doch so groß, daß dieses Bild einer



Fig. 208. Landschaftsbild in den Badlands West von Adelia: der „Toadstool Park“ im nördlichen Teile von Sioux County in Nebraska. Überlagerung von Sandsteinen (im Vordergrunde) durch den Brule Clay (im Hintergrunde). (Nach N. H. DARTON).



Fig. 209. Landschaftsbild aus dem Zentrum der Badlands in Süddakota: oberer Teil des Brule Clay (Protoceras - Sandstein mit der Wald- und Flußfauna, überlagert vom Leptauchenia Clay mit der Steppenfauna. — Geolog. Alter: Oberoligozän). (Nach N. H. DARTON.)

wesentlichen Änderung unterzogen werden muß, um den in der mittleren Eozänzeit herrschenden Verhältnissen gerecht werden zu können. Auch die anderen Säugetiertypen aus den Gruppen der Primaten, der Raubtiere, Insektenfresser, Unpaarhufer und Paarhufer sind so sehr von den heute lebenden Formen verschieden, daß uns bei der Rekonstruktion der Tierwelt in der Landschaft der Bridgerzeit ein der Gegenwart bereits durchaus fremdes Bild entgegentritt, das vor allem durch das Vorherrschen vieler ausgestorbener Typen aus der Zeit des oberen Bridger, wie der merkwürdigen Uintatherien und



Fig. 210. Landschaftsbild aus den Badlands von Süddakota: Protocerassandstein (oben) über dem Oreodon Clay (unten). Sandsteinlagen im Tone kennzeichnen die unregelmäßige Unterbrechung der Tonablagerung. (Nach N. H. Darton.)

der Titanotherien ein ganz eigenartiges Gepräge erhält. Die Bridgerzeit liegt eben schon so weit in der Erdgeschichte zurück, daß wir nur mehr in großen Zügen Vergleiche mit der Gegenwart zu ziehen imstande sind.

Die Bridgerfauna stellt einen Ausschnitt aus dem Tierleben Nordamerikas dar, das sich vom Beginne des unteren Eozäns durch das ganze Mitteleozän und Obereozän nahezu unbeeinflußt durch Einwanderungen aus Asien selbständig entfaltete und somit eine geschlossene Einheit darstellt, die erst mit dem Beginne der „Great-Plains-Fauna“, der Fauna der weiten Grasebenen und Steppen und

dem gleichzeitig einsetzenden Aussterben vieler großer Gruppen der obereozänen Säugetiere einen „moderneren“ Anstrich erhält (5). Die Zeit des mittleren und des oberen Eozäns ist gekennzeichnet durch die unabhängige Entwicklung der europäischen und der nordamerikanischen Säugetierfaunen, zwischen denen jede Verbindungsmöglichkeit aufgehoben gewesen zu sein scheint. Daher sehen wir im mittleren und oberen Eozän Nordamerikas ein durch Einwanderungen fremder Elemente ungestörtes Ringen um die Vorherrschaft zwischen den einheimischen Stämmen; schrittweise vollziehen sich Verschiebungen im Rahmen der nordamerikanischen Säugetierfauna, wobei die meisten der altertümlichen, noch aus dem Untereozän

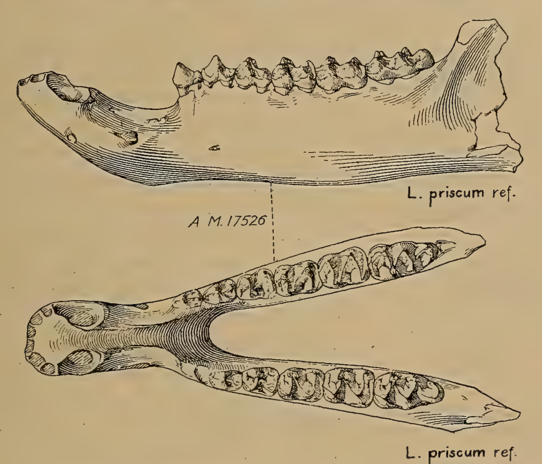


Fig. 211. Unterkiefer von Lambdotherium priscum, Osborn, aus dem oberen Untereozän (Huerfano) im Huerfano Basin, Colorado, in $^2/_3$ der natürlichen Größe. (Nach H. F. OSBORN, 1919.)

stammenden, konservativen Typen zugrunde gehen, während die lebenskräftigeren Stämme sich langsam umformen und den sich allmählich ändernden äußeren Verhältnissen anpassen.

Die eingehenden Untersuchungen der nordamerikanischen Paläozoologen über die verschiedenen Typen der eozänen Säugetierfaunen Nordamerikas haben ergeben, daß wir unter den Faunen dieses Abschnittes der Alttertiärzeit folgende aufeinanderfolgende Zonen zu unterscheiden haben:

1. Die Zone mit Lambdotherium (Fig. 211, 212) (unterste Zone. — Untere Abteilung der Wind-Riverformation).
2. Die Zone mit Bathyopsis (Fig. 213, 214) (obere Abteilung der Wind-Riverformation).

3. Die Zone mit Orohippus (Fig. 231, 232) (untere Abteilung der Bridgerformation, Horizont *B*).

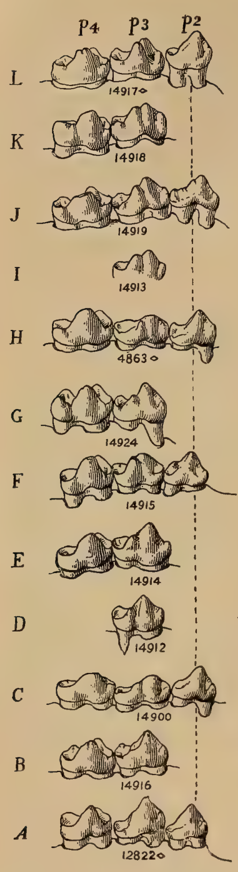


Fig. 212. Die Mutationen der Prämolaren (P_2, P_3, P_4) des linken Unterkiefers von Lambdotherium (Untereozän) von Wyoming). Zwölf aufeinanderfolgende Evolutionsstufen, bei denen die orimentären Sekundärhöcker sich zu immer anwachsender Bedeutung erheben.
A—E: Lambdotherium priscum-Stufe,
F—H: L. popoagicum-Stufe,
P—L: L. progressum-Stufe.
Natürliche Größe.
(Nach H. F. Osborn.)

4. Die Zone mit Uintatherium (Fig. 215) (obere Abteilung der Bridgerformation, Horizont *C* und *D* und untere Abteilung der Washakieformation und der Uintaformation).
5. Die Zone mit Eobasileus (Fig. 216) (obere Abteilung der Washakieformation und mittlere Abteilung der Uintaformation).
6. Die Zone mit Diplacodon (Fig. 218 *C*) (obere Abteilung der Uintaformation).

Die Gattungen Bathyopsis (Fig. 213, 214), Uintatherium (Fig. 146, 215) und Eobasileus (Fig. 216) gehören der Ordnung der Amblypoden, die Gattungen Lambdotherium (Fig. 211, 212) und Diplacodon (Fig. 218 *C*) den Titanotheriiden aus der Ordnung der Perissodactylen und die Gattung Orohippus den Pferden an. Diese Gattungen sind gewissermaßen als die „Leitfossilien" der einzelnen Zonen zu betrachten, wenn auch die eine oder andere Gattung in die nächst tiefere oder in die nächst höhere Zone hineinreicht, wie z. B. Orohippus. Im ganzen und großen gruppieren sich aber um diese Leitformen bestimmte Gattungen und Arten und es ist jetzt als sicher gestellt zu betrachten, daß wir in diesen Zonen des mittleren und oberen Eozäns Entwicklungsstufen der nordamerikanischen Säugetierfauna während dieser Zeit des Alttertiärs zu erblicken haben.

Daß die Uintatherien (Fig. 146, 213—216) in der unteren Abteilung der Bridgerformation bisher nicht gefunden worden sind, darf nicht dahin ausgelegt werden, daß diese Gattung erst in der oberen Abteilung der Bridgerformation entstanden ist; sie hat jedenfalls an

anderen Stellen Nordamerikas schon zur Zeit des unteren Bridger gelebt, wenn auch diese älteren Arten eine Mittelstellung zwischen den Coryphodontiden und der Gattung Uintatherium eingenommen haben müssen. Wir wissen heute, daß in den Coryphodontiden die Ahnengruppe der Uintatherien oder Dinoceratiden zu suchen ist, da verschiedene Funde von Zwischenformen beweisen, daß und in welcher Weise dieser Übergang zustande gekommen ist. Das Fehlen der Gattung Uintatherium im unteren Bridger ist daher wohl ebenso wie das Fehlen der Zwischenformen zwischen den Coryphodontiden und Dinoceratiden nur auf tiergeographische Unterschiede der Faunen und den verschiedenen Charakter der betreffenden Lebensräume, nicht aber auf das gänzliche Fehlen dieser Typen auf dem Boden Nordamerikas zurückzuführen. Wir dürfen in Schichten vom Alter des unteren

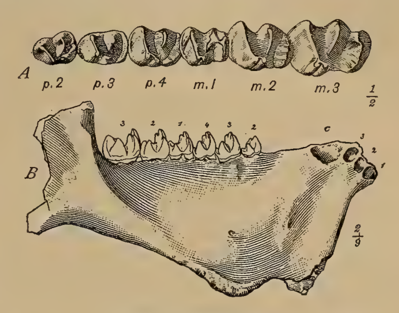


Fig. 213. Unterkieferzähne (in $^1/_2$ natürlicher Größe) und Unterkiefer (in $^2/_9$ natürlicher Größe) von Bathyopsis fissidens, aus den Wind River Beds (Bathyopsiszone, oberes Untereozän) von Wyoming. (Nach H. F. OSBORN.)

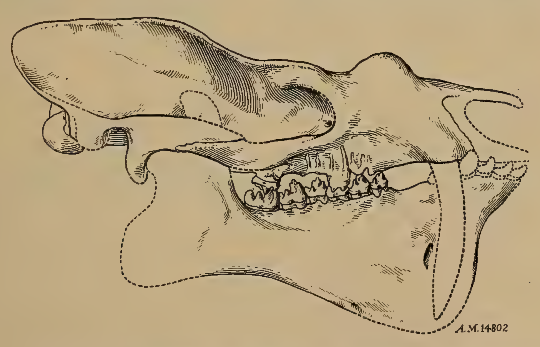


Fig. 214. Schädel und Unterkiefer von Bathyopsis fissidens, Cope, ein Vorläufer der Uintatherien der Bridger Beds, aus dem oberen Untereozän (Wind River Beds) von Wyoming. $^1/_4$ der natürlichen Größe. (Nach H. F. OSBORN.)

Bridgers außerhalb des Bridgerbeckens, aber auf dem Boden Nordamerikas, mit Bestimmtheit Funde dieser Huftiere erwarten. Wahrscheinlich sind die Vegetationsverhältnisse des Bridgerbeckens in der unteren Bridgerzeit so verschieden von denen der oberen Bridger-

zeit gewesen, daß die Uintatherien damals nicht die ihnen zusagenden Lebensbedingungen vorfanden und erst später, nach Eintritt der ihnen zusagenden Verhältnisse, ihren Einzug in das Bridgerbecken hielten. Welcher Art diese Lebensverhältnisse gewesen sein mögen, entzieht sich einstweilen vollständig unserer Beurteilung und wir sind nicht einmal imstande, diese biologischen Ursachen in den Grundzügen zu erkennen. Die Lebensweise von Uintatherium scheint mit der der Elefanten eine große Ähnlichkeit gehabt zu haben; das Gebiß der Uintatherien spricht dafür, daß sie eine den Flußpferden und Tapiren ähnliche Nahrungsweise besaßen und fast ausschließlich von sehr weichen Pflanzen lebten, die sie ebenso wie die Flußpferde mit ihren hochkronigen Molaren zerquetschten. Die Gliedmaßen waren säulenförmig und für ihre Haltung hat dasselbe zu gelten, wie wir es schon für die Gliedmaßen der Mastodonten nachzuweisen versucht haben (Fig. 146); die Arme waren im Ellbogengelenk nach

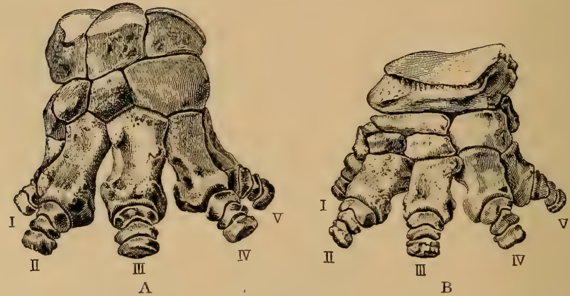


Fig. 215. A Hand, B Fuß von Uintatherium aus dem Mittel- und Obereozän Nordamerikas (vgl. Fig. 144). (Nach O. C. Marsh.)

vorne ebenso „verknöchelt" wie die der lebenden Elefanten. Die Hand der Uintatherien ist bedeutend größer gewesen als der Hinterfuß, ebenfalls ein Seitenstück zu dem gleichen Verhältnisse zwischen Hand und Fuß bei den Elefanten. In den Oberkiefern standen mächtige, zweischneidige und am unteren Ende spatelartig verbreiterte Eckzähne, während der Zwischenkiefer seine Zähne verloren hatte. Der Schädel war mit drei Paaren gewaltiger Knochenzapfen bewehrt, die dem mächtigen und elefantengroßen Tiere ein sehr eigenartigen Aussehen verschafft haben müssen (6). Die Schädelzapfen der Weibchen waren kleiner als die der Männchen, aber auch in drei Paaren ausgebildet (Fig. 146). Im oberen Eozän sterben die Dinoceratiden aus, ohne Nordamerika jemals verlassen zu haben; Eobasileus ist der letzte Vertreter der Familie (Fig. 216).

Sehen wir von diesen eigenartig gestalteten Huftieren, den größten Vertretern des Ungulatenstammes in der mittleren und

oberen Eozänzeit Nordamerikas, ab, so ist der Gesamtcharakter der Säugetierfauna der unteren und der oberen Bridgerzeit nicht sehr verschieden gewesen, wenn auch die einzelnen Familien zum Teile durch andere Gattungen und andere Arten vertreten sind, wie bei den Titanotheriiden. Beiden Abteilungen der Bridgerformation ist z. B. die Titanotheriidengattung Palaeosyops (Fig. 218) gemeinsam, doch wird diese im Horizont B (unterer Bridger) durch die Arten P. paludosus, P. maior (Fig. 219) und P. fontinalis vertreten, während im oberen Bridger (Horizont C und D) Palaeosyops humilis, P. Leidyi (Fig. 220), P. Grangeri, P. Copei und P. robustus lebten. Im unteren Bridger lebten Limnohyops laticeps, L. priscus, L. Matthewi, L. monoconus, im oberen Bridger Limnohyops diaconus. Die Titanotheriidengattung Telmatherium ist nur aus dem oberen Bridger durch drei Arten (T. validum, T. vallidens, T. cultridens) bekannt, setzt sich aber mit einigen Arten noch in das obere Eozän der Uinta-Beds

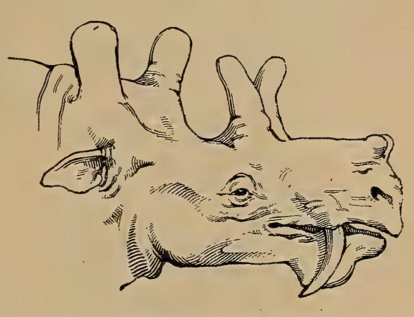


Fig. 216. Rekonstruktion des Schädels von Eobasileus, aus der Eobasileuszone (oberer Teil der Washakie Beds), aus Utah und Wyoming. Rekonstruiert von CH. KNIGHT. (Nach H. F. OSBORN.)

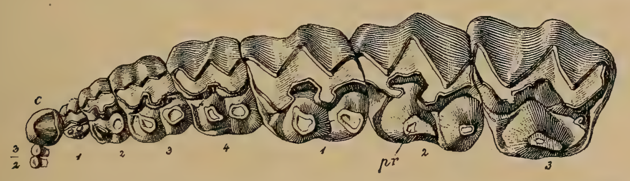


Fig. 217. Die obere linke Zahnreihe eines spezialisierten Titanotheriiden (Megacerops tichoceras) aus dem Unteroligozän (Titanotheriumzone) Nordamerikas. $^1/_8$ der natürlichen Größe. — Die Zähne stehen von den Schneidezähnen bis zu den Molaren in geschlossener Reihe. Zu beachten ist die W-Form der Außenwand der Backenzähne im Gegensatze zu den niederen Höckern auf der Innenseite der Backenzahnkronen. (Nach H. F. OSBORN.)

fort (z. B. Telmatherium ultimum) (Fig. 221). Die Hauptentwicklung der Titanotheriiden fällt jedoch erst in das Oligozän (Fig. 217, 218, 222).

Die Titanotheriiden (7) scheinen auf Nordamerika beschränkt gewesen zu sein; die Unterkieferreste angeblicher Titanotheriiden, die auf europäischem Boden gefunden worden sind (Brachydiastematherium transsylvanicum (8) aus dem Mitteleozän von Andrásháza in Siebenbürgen, Menodus rumelicus (9) aus dem Alttertiär von

Kajali in Bulgarien und Titanotherium bohemicum (10), angeblich aus den Süßwasserkalken von Tuchorschitz in Böhmen) sind, wie dies zunächst für die letztgenannte Art gilt, entweder von unsicherer Herkunft oder sie gehören überhaupt nicht zu den Titanotheriiden, sondern wahrscheinlich zu den Chalicotheriiden. Die drei eben genannten europäischen Formen kommen daher als zwingende Beweise für die Anwesenheit der Titanotheriiden außerhalb Nordamerikas nicht in Betracht.

Die Titanotheriiden erreichten in ihren jüngsten Arten gewaltige Körperdimensionen; einzelne Arten standen den Elefanten



Fig. 218. Verschiedene Schädeltypen von Titanotheriiden aus dem Alttertiär Nordamerikas. *A* Palaeosyops, Unterer Bridger (oberes Mitteleozän), *B* Manteoceras, Oberer Bridger (unteres Obereozän), *C* Diplacodon, Uinta (oberes Obereozän), *D* Titanotherium, White River (Unteroligozän). Bei der letzteren Gattung die stärkste Entwicklung der Schädelzapfen.
(Rekonstruktion von W. B. Scott, auf Grundlage von Modellen im American Museum of Nat. Hist. New York und im Museum der Princeton University.)

an Größe nicht nach. Die älteren Arten blieben dagegen in ihrer Körpergröße etwa in den Ausmaßen der Nashörner und dies gilt namentlich für die Arten der Gattungen Palaeosyops, während die ältesten bekannten Angehörigen der Familie aus dem unteren Eozän der Wind-River-Formation, wie Lambdotherium popoagicum und Eotitanops borealis, etwa die Größe einer Dogge erreicht haben dürften (11).

Das Gebiß der Titanotheriiden war nur zum Zerreiben und Zerquetschen von saftigen, weichen Pflanzen eingerichtet, aber zum Zermahlen härterer Pflanzenteile vollständig ungeeignet. Der Bau der Backenzähne (Fig. 222, 219) weist mit dem der Chalicotheriiden,

die wir in ihren späteren Ausläufern in der Gattung Chalicotherium in der unterpliozänen Fauna von Pikermi kennen gelernt haben, eine überraschende Ähnlichkeit auf (vgl. Fig. 217, 222, 108); die Backenzähne waren niedrigkronig (brachyodont) und besaßen eine W-förmige Außenwand, an die sich nach innen zu zwei sehr niedere Höcker anschlossen. Wenn der Zahn in Abkauung genommen wurde, so traten die niederen Höcker, die die

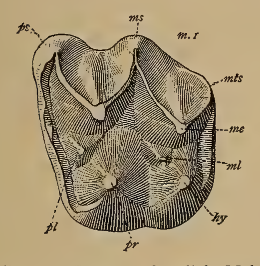


Fig. 219. Der erste obere linke Molar eines primitiven Titanotheriiden, Palaeosyops maior, Leidy, aus den Bridger Beds von Wyoming, in natürlicher Größe. (Nach H. F. OSBORN.)



Fig. 220. Gaumenansicht des Schädels von Palaeosyops Leidyi, Osborn, aus dem Mitteleozän Nordamerikas (Bridger Beds von Henrys Fork, Wyoming). Ungefähr $^{1}/_{5}$ der natürlichen Größe. (Nach H. F. OSBORN.)

Höhe der Außenwand nicht erreichten, zuerst nicht in Funktion und die W-förmige Außenwand arbeitete allein. Erst in einem vorgeschrittenen Abnützungsstadium der Backenzähne rückten auch die

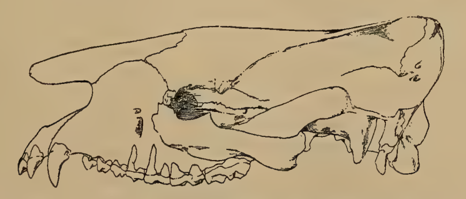


Fig. 221. Telmatherium ultimum, Osborn, aus dem oberen Eozän (Uinta Beds) von Nordost-Utah. $^{2}/_{15}$ der natürlichen Größe. (Nach H. F. OSBORN.)

Innenhöcker in die Kaufläche ein, konnten aber dem die Mahlzähne angreifenden, raschen Abnützungsprozeß keinen nennenswerten Widerstand mehr entgegensetzen, so daß die Prämolaren und Molaren

sehr bald unbrauchbar wurden. Die gleiche Erscheinung läßt sich auch an den Backenzähnen der Chalicotheriiden verfolgen.

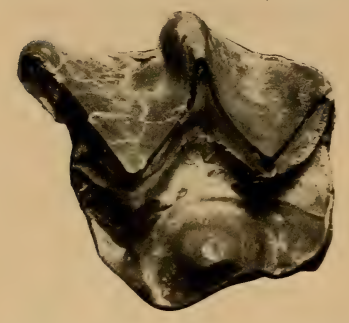


Fig. 222. Oberer Molar von Titanotherium Prouti, Leidy, aus dem unteren Oligozän (Titanotheriumzone) von den Black Hills, Dakota (Nordamerika), ungefähr in $^{5}/_{9}$ der natürlichen Größe. (Original.)



Fig. 223. Obere Backenzähne (obere Reihe) und untere Backenzähne (untere Reihe) von Tetraclaenodon puercensis, Cope, aus den Puerco Beds (Polymastodonzone, Basaleozän) des San Juan Basin in Neumexiko. — Natürliche Größe. (Nach H. F. Osborn und Ch. Earle.)

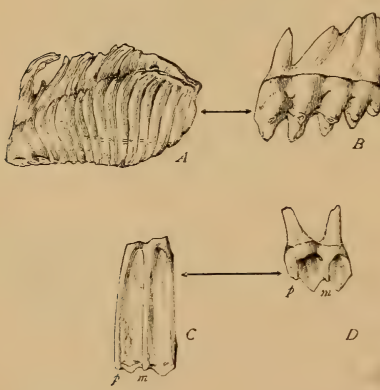


Fig 224. Brachyodonte und hypsodonte Molarentypen der Ungulaten. *A* hypsodonter (hochkroniger) Typus: Elephas meridionalis (Pliozän Europas). *B* brachyodonter (niedrigkroniger) Typus: Mastodon (Zygolophodon) americanus, (Plistozän Nordamerikas). *C* hypsodonter Typus: Equus caballus. — *D* brachyodonter Typus: Anchitherium aurelianense (Miozän Europas). — Die Entwicklung von der Brachyodontie zur Hypsodontie, die hier bei den Proboscidiern (*A* und *B*) und den Equiden (*C* und *D*) in je zwei Beispielen vorgeführt wird, hat sich in den verschiedenen Stämmen der Ungulaten unabhängig voneinander vollzogen und ist die Folge des Überganges von einer weichen Pflanzennahrung zu einer harten Pflanzennahrung. (Nach H. F. Osborn.)

Wir wissen, daß die funktionell bedingte Umformung des Huftiergebisses als die unmittelbare Folge direkter Bewirkung anzusehen ist. Aus primitiven Anfängen (Fig. 223) differenzierte sich das Gebiß der Huftiere nach verschiedenen Richtungen, als sozusagen das mechanische Problem der Nahrungszerkleinerung gestellt wurde. Ursprünglich war das Gebiß der Ungulaten nur dazu geeignet, weiche Pflanzenkost zu zermahlen; die Backenzähne brauchten daher nicht hoch zu sein, da die Abnützung der Zähne nicht so rasch erfolgte, als wenn von ihnen harte Pflanzen, z. B. Gräser, zerrieben werden. Als im Laufe der älteren Tertiärzeit die Vegetationsverhältnisse eine

durchgreifende Änderung erfuhren und Grassteppen sich über weite Teile der Kontinente auszubreiten begannen, da waren die Huftiere vor die Alternative gestellt, entweder ihren alten Lebensgewohnheiten treu zu bleiben und auf die Eroberung der Grassteppen als neuer Nahrungsquellen zu verzichten, oder das Gebiß mußte eine der harten Pflanzennahrung angepaßte Umformung erfahren (12). Dieses den Huftieren gestellte mechanische Problem der Gebißumformung ist von den verschiedenen Stämmen in ganz verschiedener Weise gelöst worden. Es bildeten sich aus primitiven Höckerzähnen durch Verschmelzung der Höcker zu Kämmen oder Jochen Zähne mit Querriegeln oder W-förmig gestalteten Außenwänden der Backenzahnkronen aus; es entstanden Verfestigungsanlagen in der Mitte der Zahnkronen in Gestalt von Spornen und Schmelzfalten; die Täler zwischen den Querjochen und Außenjochen füllten sich mit Zement; in anderen Fällen entstand aus dem primitiven wenighöckerigen Höckerzahn durch Hinzutreten vieler neuer Höcker ein vielhöckeriger

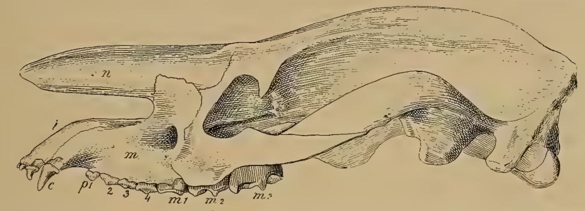


Fig. 225. Schädel von Dolichorhinus hyognathus, Scott et Osborn, aus dem Obereozän (Eobasileuszone) Nordamerikas. $^1/_6$ der natürlichen Größe. (Nach H. F. OSBORN.)

Mahlzahn, der der raschen Abkauung ebensolchen erfolgreichen Widerstand zu leisten vermochte wie ein Mahlzahn mit vielen Jochen, Spornen und Pfeilern; in allen Fällen aber, in denen eine erfolgreiche Lösung des mechanischen Problems gelang, nahm die Höhe der Krone zu und es entstand aus dem niedrigkronigen (brachyodonten) ein hochkroniger (hypsodonter) Backenzahn (Fig. 224). Diese zum Teil parallel, zum Teil konvergent und zum Teil divergent verlaufenen Entwicklungsprozesse erstreckten sich auf eine große Zahl verschiedener Huftierstämme und die verschiedenen Lösungen des Umformungsproblems der Backenzähne führten zu der weitgehenden Spezialisierung und Differenzierung des Ungulatengebisses, die wir heute nicht nur in großen Zügen, sondern schrittweise in allen Einzelheiten zu verfolgen imstande sind. So haben die Pferde ihren eigenen Weg bei der Lösung des Umformungsproblems der Backenzähne eingeschlagen, die Nashörner einen anderen, wieder anders ist die Umformung des Mahlzahnabschnittes bei den Elefanten verlaufen, wieder anders bei den Paarhufern usw.

Aber nicht bei allen Stämmen, die infolge der auf das Gebiß ausgeübten Reize eine Umwandlung des Backenzahnabschnittes erlitten, ging dieser Prozeß in einer für den Fortbestand der Art und mit ihr des ganzen Stammes glücklichen Weise vonstatten. Freilich trat in fast allen Fällen eine Reaktion auf die von der Umwelt ausgeübten Reize, also eine Anpassung an die Umwelt ein. In einigen Fällen reagierte jedoch der Organismus in einer für ihn zwar zunächst scheinbar vorteilhaften, bei weiterer Spezialisierung in der einmal eingeschlagenen Richtung aber unvorteilhaften, ja sogar schädlichen Weise. Wir können einige derartige Fälle sehr klar verfolgen und werden solche Beispiele nicht nur aus dem Gebiete der Huftiere, sondern auch aus dem Kreise der Raubtiere kennen lernen. Die paläontologische Erforschung der Wirbeltiere hat uns die Augen darüber geöffnet, daß wir nicht in jeder Reaktion der Organismen auf die Reize der Außenwelt unbedingt nur eine vorteilhafte „Anpassung" zu erblicken haben, sondern daß unter den zahllosen verschiedenen Lösungsmöglichkeiten der verschiedenen mechanischen Probleme, die einem Organismus durch den Kampf um seine Existenz gestellt werden und seit jeher gestellt worden sind, nicht nur sehr vorteilhafte und weniger vorteilhafte, sondern auch unvorteilhafte, ja geradezu schädliche verwirklicht worden sind. Ist einmal ein derartiger unvorteilhafter Weg eingeschlagen worden, so wird er von den Organismen, wie die Geschichte der Stämme lehrt, nicht sofort wieder verlassen und ein anderer, vorteilhafterer Weg eingeschlagen, sondern die einmal eingeschlagene Spezialisationsrichtung solange beharrlich fortgesetzt, bis die äußerste Stufe der Entwicklungsmöglichkeit in dieser Richtung erreicht ist, wenn nicht schon früher infolge einer stärkeren Störung der Gleichgewichtszustände zwischen dem Organismus und seiner Umwelt die Stunde des Unterganges für ihn geschlagen hat. Es sieht so aus, als ob es sich bei solchen Vorgängen um ein dem Organismus eigentümliches Beharrungsvermögen handeln würde, das man früher vielfach „Orthogenese" genannt hat, das aber vielleicht besser als das „biologische Trägheitsprinzip" zu bezeichnen wäre, das auch dann, wenn es sich um unvorteilhafte Reaktionen dem Organismen auf die Reize der Umwelt handelt, doch nicht ausgeschaltet werden kann, so daß der betreffende Organismus schließlich in eine Sackgasse gerät, aus der es kein Zurück gibt.

In eine solche Sackgasse scheinen nun auch die Titanotheriiden geraten zu sein. H. F. OSBORN hat sich in einer außerordentlich inhaltsreichen und anregenden Studie (13) mit der Frage nach den Ursachen des Aussterbens der Titanotheriiden beschäftigt und ist zu dem Ergebnisse gelangt, daß die Reaktion der Titanotheriiden

auf die gesteigerten Anforderungen, die an ihr Gebiß gestellt worden waren, eine „inadaptive“ gewesen ist. Ich habe wiederholt auf den Widerspruch hingewiesen, der in dem Begriffe einer „inadaptiven Adaptation“ liegt. Die Umformung des Titanotheriidengebisses stellt ja zweifellos eine Reaktion auf die mechanischen Reize der Umwelt, also eine „Anpassung“, dar, aber diese Anpassung kann nicht als „inadaptiv“, d. h. als eine „Anpassung, die keine Anpassung ist“, bezeichnet werden, sondern muß als eine unvorteilhafte oder schädliche Anpassung aufgefaßt werden. Ich habe seinerzeit für diese und ähnliche Erscheinungen den Begriff der „fehlgeschlagenen“ Anpassungen oder „verfehlten“ Anpassungsrichtungen aufgestellt (14). Ich möchte heute noch weiter gehen und geradezu vorteilhafte und unvorteilhafte, ja sogar schädliche Anpassungen unterscheiden. Wenn wir nicht einen teleologischen Standpunkt einnehmen wollen, so müssen wir bei unbefangener Überlegung eingestehen, daß es unter den zahllosen Reaktionen der Organismen auf die äußeren Lebensbedingungen nicht nur Anpassungen geben kann, die in verschiedenem Grade vorteilhaft sind, sondern daß auch eine vielleicht nicht einmal sehr kleine Zahl von Reaktionen in einer Weise erfolgt, daß in der Art ihrer Durchführung eine unmittelbare oder erst später sich fühlbar machende Gefahr für den Fortbestand des Stammes liegt, so daß wir berechtigt sind, den Begriff einer schädlichen Anpassung unserem Vorstellungskreise von den phylogenetischen Vorgängen in der Lebewelt einzugliedern.

Die Lösung des dem Titanotheriidengebisse gestellten Problems, das in der Verfestigung der Backenzahnkronen und der Schaffung von Einrichtungen als Mittel gegen die rasche Abnützung der Zahnkronen bestand, ist jedenfalls vom rein mechanischen Standpunkte aus als gänzlich fehlgeschlagen zu bezeichnen. Der Fehler der Konstruktion liegt darin, daß nur der äußere Teil der Krone zu einer W-förmigen Außenwand umgestaltet wurde (Fig. 217, 222), während der innere Teil keine Erhöhung und Verstärkung erfuhr. Dadurch wurde nur die Außenhälfte der Krone zu einem mahlenden Instrument umgebildet, während die innere Hälfte erst dann in Funktion treten konnte, nachdem die Außenwand schon sehr tief abgekaut worden war. Da aber diese Unterstützung der Außenwand durch die niederen, inneren Höcker erst in einem Zeitpunkte eintrat, in dem die sehr niedrig gebliebene Krone nicht mehr viel Material zur weiteren Abnützung zur Verfügung stellen konnte, so konnte der Zeitraum, in dem die W-förmige Außenwand gemeinsam mit den Innenhöckern funktionierte, nur sehr kurz gewesen sein. Die Tiere verloren also durch die unökonomische Verteilung

des Materiales der Zahnkronen sehr rasch die Außenwand der Backenzähne und der Abkauungsprozeß konnte durch das Hinzutreten der später in Funktion tretenden Innenhöcker nicht mehr wirksam aufgehalten werden. Vergleichen wir die Lösung des Umformungsproblems der Backenzähne bei den Titanotheriiden und den ganz ähnlich gebauten Chalicotheriiden (Fig. 108) mit der Lösung, die dasselbe Problem bei anderen Huftiergruppen, wie bei den Schweinen, Pferden, Nashörnern, Tapiren, Elefanten usw. gefunden hat, so müssen wir sagen, daß die von den älteren Titanotheriiden eingeschlagene und von den jüngeren Vertretern der Familie beibehaltene Anpassungsrichtung eine verfehlte war, die unbedingt zum Aussterben der Familie führen mußte, weil sich diese infolge vorschneller Abnützung der Backenzähne im Existenzkampfe nicht erfolgreich behaupten konnte. Wenn die inneren Höcker der Mahlzähne in derselben Weise, wie es bei den heute in Blüte stehenden Paarhufern durchgeführt worden ist, zu einer inneren, der äußeren parallelen W-förmigen Wand umgestaltet worden wären, so daß zwei parallele W-förmige Wände als Widerstände der Abkauung entgegenwirken können (z. B. Fig. 157), oder wenn die Innenhälfte der Backenzahnkronen durch Querleisten verstärkt worden wäre, wie bei den Rhinocerotiden (z. B. Fig. 149) oder wenn die innere Hälfte der Backenzähne eine Umformung erfahren hätte, wie bei den Pferden (z. B. Fig. 105, 106, 150), so wäre in den Backenzähnen ein Apparat geschaffen worden, der seiner physiologischen Bestimmung genügt hätte und es wäre den Titanotheriiden leichter möglich gewesen,



I



II

Fig. 226. Oberansicht und Seitenansicht des Schädels von Titanotherium ingens, Marsh, aus dem unteren Oligozän der White River Beds, von den Ostabhängen der Rocky Mountains in Colorado, in $^{1}/_{12}$ der natürlichen Größe. (Nach O. C. Marsh.)

sich den durch die Änderung des allgemeinen Vegetationscharakters bedingten Verhältnissen vorteilhaft anzupassen.

Der Schädel der Titanotherien ist ursprünglich, wie z. B. bei Dolichorhinus (Fig. 225), hornlos gewesen, erhielt aber später durch das Auftreten knöcherner Schädelzapfen, die vom hinteren Ende der Nasenbeine sehr schräg nach vorn vorsprangen, ein wesentlich anderes Aussehen (Fig. 226). Die Weibchen besaßen ebenso wie bei den Dinoceratiden kleinere Schädelzapfen. Die Hand war vierfingerig, der Fuß dreizehig und beide zeigten einen ähnlichen Bau wie die Gliedmaßen der Tapire.

Die ältesten Titanotheriiden (11) sind aus dem Basaleozän Nordamerikas bekannt. Sie bilden das Bindeglied zwischen den primitiven Protungulaten (Phenacodontiden, Fig. 227) und den jüngeren Titanotherien; sie werden in der Familie der Palaeosyopinae zusammengefaßt. Die primitivsten Vertreter dieser Ahnengruppe sind, außer Titanoides, Lambdotherium und Eotitanops, beides hochbeinige und

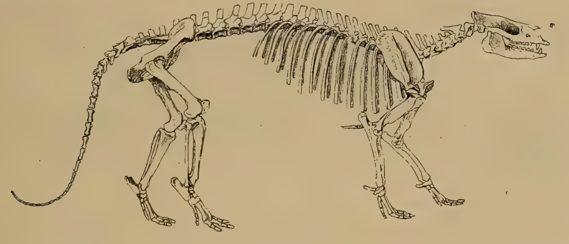


Fig. 227. Rekonstruktion des Skelettes von Phenacodus primaevus, Cope, aus den untereozänen Wasatch Beds von Evanston, Wyoming. — Ungefähr $^1/_{18}$ der natürlichen Größe. (Nach H. F. OSBORN.)

schlankfüßige Tiere, die nicht in Sumpfwäldern, sondern, wie OSBORN 1908 darlegte, in einem trockenen Gebiet gelebt zu haben scheinen. Die Körperform dieser ältesten Titanotheriidengattungen dürfte von der des untereozänen Equiden Eohippus nicht allzu verschieden gewesen sein. Auch die ältesten Tapire und Nashörner haben eine ähnliche Körperform besessen, die sie von ihren jüngeren, plumpen Nachkommen wesentlich unterscheidet.

In den Bridger Beds tritt zuerst die Gattung Limnohyops mit mehreren Arten auf. Der Schädel dieser Formen war plump, kurz und breit, das Gebiß vollständig; es zeigt jedoch schon in dieser Zeit die später von den jüngeren Titanotherien beibehaltene Entwicklungsrichtung in der Differenzierung der Backenzähne. Neben Limnohyops erscheint schon im unteren Bridger die Gattung Palaeosyops, die sich in den wesentlichen Merkmalen enge an die erstgenannte Gattung anschließt. Während aber Palaeosyops und

Limnohyops den ersten, die Gattung Manteoceras (oberer Bridger) den zweiten Stamm breitschädeliger oder brachycephaler Titanotheriiden darstellen, tritt uns im oberen Bridger und in der gleichalterigen unteren Abteilung der Washakie-Formation eine Reihe schmalschädeliger (dolichocephaler) Typen entgegen, die sich auf

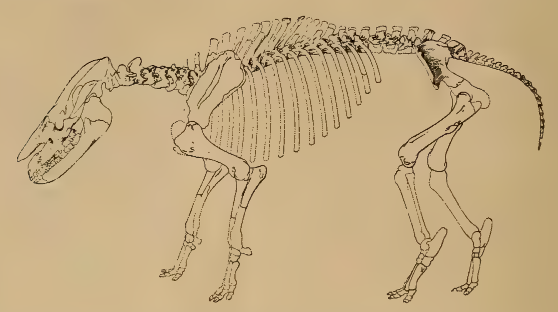


Fig. 228. Rekonstruktion des Skelettes von Dolichorhinus hyognathus, Scott et Osborn, aus dem Obereozän (Washakie Formation) im Washakie Basin, Wyoming. — $^1/_{24}$ der natürlichen Größe. (Nach H. F. Osborn.)

die Gattungen Mesatirhinus, Metarhinus, Dolichorhinus (Fig. 228) und Telmatherium verteilen und beweisen, daß sich die Titanotheriiden schon frühzeitig in divergierende Stammesreihen gespalten haben (Fig. 229).

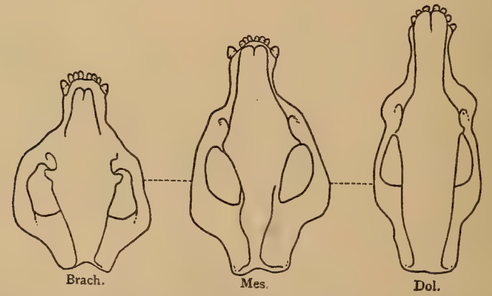


Fig. 229. Drei Typen des Schädelbaues alttertiärer Titanotheriiden:
1. Brachycephaler Typus (Brach.), Palaeosyops;
2. Mesaticephaler Typus (Mes.), Manteoceras;
3. Dolichocephaler Typus (Dol.), Dolichorhinus.
(Nach H. F. Osborn, 1912.)

Die Titanotheriiden bilden ein Faunenelement der Bridgerschichten, das im Vergleiche zu den heute lebenden Säugetierfaunen ein durchaus fremdartiges Gepräge besitzt. Ebenso fremdartig erscheinen aber auch die Vertreter der Nashörner oder Rhino-

cerotiden, die sich in diesen Schichten finden; in ihrem Gesamtbilde mögen sie von den älteren Titanotheriiden ebensowenig verschieden gewesen sein wie von den in denselben Schichten auftretenden primitiven Tapiren (Helaletes und Isectolophus) und den primitiven Pferden (Orohippus). Waren auch schon bei den Vertretern dieser später stark divergierenden Stämme die Spezialisationswege des Gebisses und einzelner Skelettelemente sichtlich verschieden, so prägten sich doch diese Unterschiede kaum deutlich im Gesamtbilde der Tiere und in ihrer Lebensweise aus. Die Körpergestalt aller dieser Formen weist eine überraschende Einförmigkeit auf, die mit den bedeutenden Unterschieden der Körperform und der allgemeinen



Fig. 230. Rekonstruktion des Lebensbildes eines schnellfüßigen Rhinocerotiden, Hyrachyus eximius, Leidy, aus den Bridger Beds, Wyoming. Rekonstruktion von R. Bruce Horsfall auf Grundlage eines Skelettes im American Museum of Natural History in New York. (Nach W. B. Scott.)

Erscheinung ihrer späteren Nachkommen in scharfem Gegensatze steht. So kommt uns zum Bewußtsein, daß wir hier Huftiere vor uns haben, die zwar schon verschiedenen Zweigen und Entwicklungsrichtungen dieses größten und formenreichsten Stammes der Säugetiere angehören, aber ihrer gemeinsamen Wurzel noch so nahestehen, daß ihre Unterschiede zwar bei genaueren Vergleichen des Gebisses und des Skelettes, aber nicht in ihrer äußeren Gestalt in Erscheinung treten. Fast bei allen Typen der Unpaarhufer stehen in der Bridgerzeit die Gliedmaßen auf derselben Reduktionsstufe, und während schon im Oligozän, noch mehr freilich in den jüngeren Abteilungen der Tertiärformation, die Gegensätze in der Spezialisation der Glied-

maßen bei den Tapiren, Nashörnern und Pferden scharf in Erscheinung treten, sind die Angehörigen dieser Stämme ebenso wie die der Titanotheriiden in der mittleren Eozänzeit durch eine gleichartige Reduktionsstufe der Gliedmaßen scheinbar noch zu einer Einheit verbunden.

So wie die Tapire in der Bridgerzeit durch schlankkörperige und verhältnismäßig hochbeinige Typen vertreten sind, die sich auf die beiden Stämme der Tapirinen und der Lophiodontinen verteilen, so ist das Gleiche auch bei den Nashörnern der Fall, die durch verschiedene Arten der Gattung Hyrachyus mit der Hauptart H. agrarius

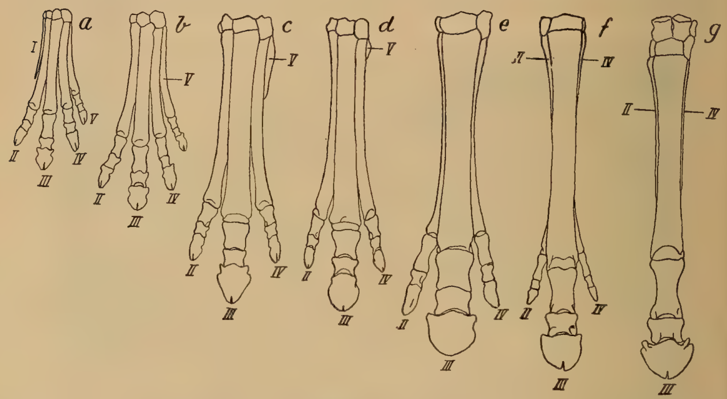


Fig. 231. Die phylogenetische Entwicklung der Pferdehand. Die hier dargestellte Reihe umfaßt nur nordamerikanische Equidenarten.

a Eohippus pernix, Marsh. — Coryphodonzone, Wasatch Beds (Untereozän).
b Orohippus agilis, Marsh. — Orohippuszone, Untere Bridger Beds (Mitteleozän).
c Mesohippus celer, Marsh. — Titanotheriumzone (Unteroligozän).
d Miohippus anceps, Marsh. — Diceratheriumzone (Oberoligozän).
a—d (Nach O. C. Marsh.)
e Hypohippus equinus, Scott. — Ticholeptuszone, Deep River Beds (Mittelmiozän).
f Hipparion Whitneyi, Gidley. — Procameluszone (Unterpliozän).
g Pliohippus pernix, Marsh. — Procameluszone (Unterpliozän).
e—g (Nach R. S. Lull.)

(Das geologische Alter und die Benennung der Arten nach der Revision von H. F. Osborn, Memoirs Amer. Mus. Nat. Hist., N. S., Vol. II, Part I, New York, May 1918). (Zusammengestellt von O. Abel, 1912.)

(Fig. 230) repräsentiert werden. Die Lophiodontinen, denen die Gattung Helaletes angehört, unterscheiden sich von den echten Tapiren oder Tapirinen, die sich bis zur Gegenwart erhalten haben, durch eine andere Stellung der Querjoche der unteren Backenzähne; auch die Gestalt des hinteren Außenhöckers der oberen Backenzähne war bei den beiden Stämmen verschieden. Hier liegen zwei aus einer gemeinsamen Wurzel entsprungene Entwicklungsreihen vor,

die frühzeitig divergierende Bahnen eingeschlagen und das Problem der Umformung des Gebisses auf zwei verschiedenen Wegen gelöst haben. Ebenso gehören die Rhinocerotiden der Bridgerformation

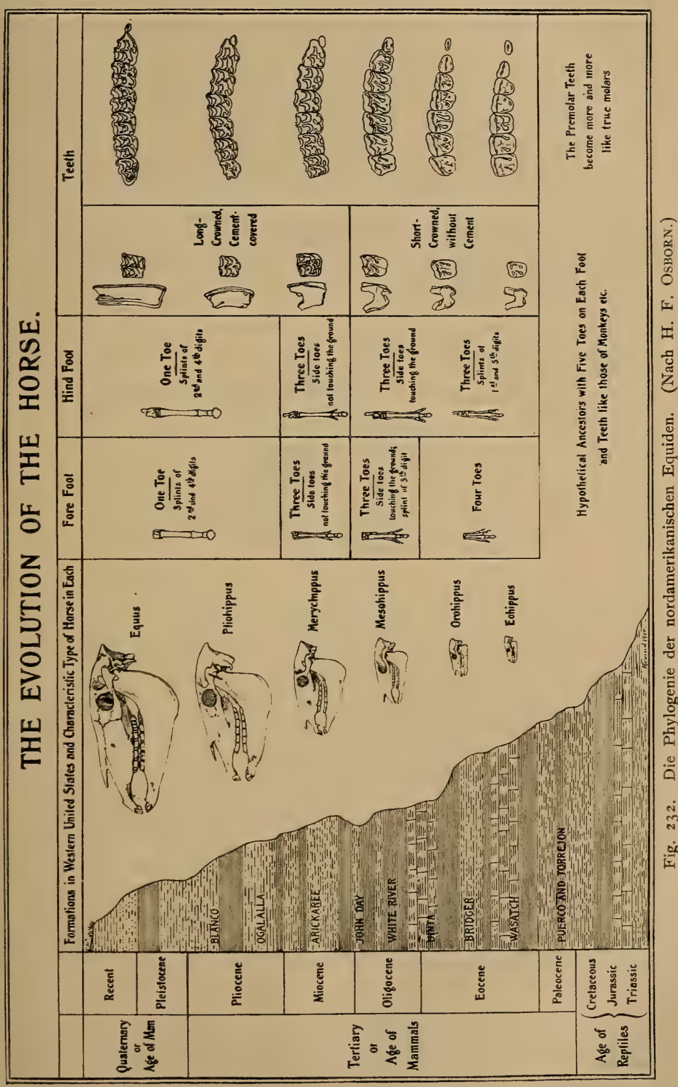


Fig. 232. Die Phylogenie der nordamerikanischen Equiden. (Nach H. F. Osborn.)

einem Seitenzweige, dem der Hyracodontinen an, der sich in wichtigen Merkmalen des Gebisses von dem später zu hoher Blüte gelangten Stamm der echten Nashörner oder Rhinocerotinen unterscheidet und frühzeitig untergegangen ist.

Das kleine Pferdchen Orohippus agilis und seine Verwandten aus den Bridgerbeds besaßen in der Hand noch vier Finger (Fig. 231), im Hinterfuß aber nur mehr drei Zehen. Das ist eine bei den Perissodactylen dieser Zeit allgemeine Erscheinung; wir haben dieselbe Reduktionsstufe auch bei den früher besprochenen Unpaarhufern angetroffen. Die Backenzähne sind noch sehr primitiv und unterscheiden sich sehr bedeutend von den hochspezialisierten Backenzahntypen, die wir bei den jungtertiären Equiden antreffen. Der Größenunterschied zwischen Orohippus und dem lebenden Hauspferd wird aus Fig. 232 ersichtlich.



Fig. 233. Schädel von Lophiohyus alticeps, Sinclair, ein Artiodactyle aus den Bridger Beds von Wyoming (Twin Buttes, Sweetwater County). $^1/_2$ natürliche Größe. (Nach W. J. SINCLAIR.)

Die bisher bekannten Unpaarhufer des mittleren Eozäns Nordamerikas weisen, wie aus dem Vergleiche ihrer Skelettreste hervorgeht, so viele übereinstimmende Züge in ihrem Gesamthabitus auf, daß wir sie als Formen betrachten müssen, die sich in ihrem Aufenthaltsort und ihrer Nahrungsweise sowie in ihrer Bewegungsart kaum voneinander unterschieden. Das Bild, das diese Fauna darbot, kann nur sehr einförmig gewesen sein. Die wenigen Arten der Paarhufer oder Artiodactylen, die uns bisher aus den Bridgerbeds vorliegen, tragen nichts dazu bei, um dieses Bild abwechslungsreicher zu gestalten. Die Gattungen Lophiohyus (Fig. 233) und Helohyus, denen sich die Gattung Homacodon (Fig. 234) in den unteren Bridgerschichten anschließt, mögen ein Bild dargeboten haben, wie es heute etwa durch die Moschushirsche vergegenwärtigt wird; auch die verschiedenen, fast nur aus Gebißresten bekannten Arten der

Homacodontiden aus den oberen Horizonten der Bridger Beds dürften dieses Aussehen gehabt haben. Das Gebiß beweist, daß diese kleinen Paarhufer noch keine ausgesprochenen Pflanzenfresser waren, sondern noch eine gemischte Kost zu sich genommen haben dürften, denn es erinnert in manchen Zügen an das primitiver Schweine und hat noch zum großen Teile die Merkmale des altertümlichen Trituberkulartyps bewahrt, aus dem das Gebiß der Paarhufer hervorgegangen ist. Die Tiere waren klein; leider ist bisher von ihrem Skelette nur sehr wenig bekannt, so daß wir über diese Formen, die von großer stammesgeschichtlicher Wichtigkeit sind, nur ungenügend unterrichtet sind. Aus gleichalterigen Bildungen Europas liegt uns dagegen eine bedeutend größere Zahl primitiver Artiodactylen vor, über die H. G. STEHLIN in seiner grundlegenden Monographie, die erst vor wenigen Jahren zum Abschlusse gebracht wurde (15), sehr eingehende Mitteilungen veröffentlicht hat. Aus dem Reichtume der europäischen Eozänablagerungen an Artiodac-



Fig. 234. Schädel von Homacodon vagans, Marsh, ein Artiodactyle aus den Bridger Beds, Wyoming. Natürliche Größe. (Nach W. J. SINCLAIR.)

tylen und der Armut der sonst so fossilreichen nordamerikanischen Eozänbildungen an Resten dieses Stammes geht wohl schon heute mit Sicherheit hervor, daß die Einwanderung der Paarhufer in Europa früher einsetzte als in Nordamerika und daß die Einwanderung aus einem Gebiete erfolgt sein muß, das aus irgend welchen Ursachen nur wenige Vertreter nach Nordamerika abgab. Es scheint dieser Gegensatz in der Besiedlung Europas und Nordamerikas mit Paarhufern während der Eozänzeit nicht so sehr damit zusammenzuhängen, daß keine Landbrücke zwischen Nordamerika und der Urheimat der Paarhufer bestand, da ja vereinzelte Vertreter dieses Stammes aus nordamerikanischen Eozänablagerungen vorliegen, als mit den für die primitiven Paarhufer in Nordamerika zu dieser Zeit ungünstigen Existenzbedingungen. Die primitiven Paarhufer sind vielleicht Bewohner des trockenen Hochlandes gewesen, wie aus ihrer Häufigkeit in den Bohnerzbildungen der Schweiz hervorgeht; wir dürfen vermuten, daß sie aus Innerasien nach

Europa eingewandert sind, das ja zu allen Zeiten der Tertiär- und Quartärformation sozusagen das Reservoir für die Säugetierwelt gebildet hat, das immer wieder neue Auswandererwellen nach den

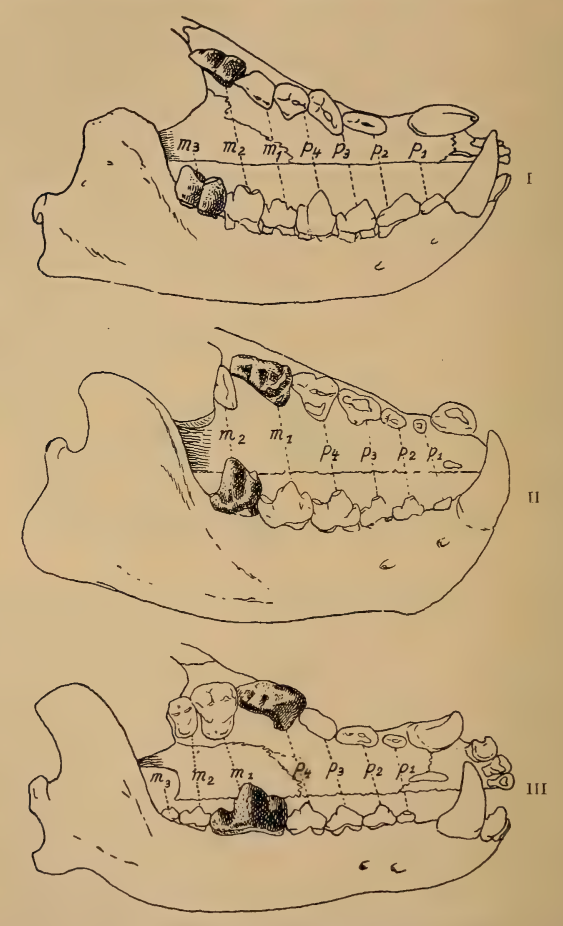


Fig. 235. Die verschiedenen Wege der Ausbildung des Brechscherenapparates im Carnivorengebiß. — I Hyaenodon, II Oxyaena, III Wolf. Die drei Typen stellen verschiedene Anpassungswege dar, bei denen ein die Brechschere bildendes Zahnpaar entweder vom oberen zweiten Molaren und unteren dritten Molaren (Hyaenodon), oder vom oberen ersten Molaren und unteren zweiten Molaren (Oxyaena), oder vom oberen vierten Prämolaren und unteren ersten Molaren (Wolf) gebildet wird. Nur der letzte Typus ist heute bei den Carnivora fissipedia entwickelt, die beiden anderen Wege stellen „fehlgeschlagene Anpassungswege" (O. Abel, 1907) dar und die in diese Richtungen spezialisierten Formen sind daher schon frühzeitig erloschen. (Nach W. D. Matthew, umgezeichnet.)

peripheren Gebieten entsandte (16). In Nordamerika scheint in der Eozänzeit ein feuchtes Klima mit vielen Seen und Sümpfen vorgeherrscht zu haben; nur wenige Teile des Gebietes dürften den Charakter trockener Steppen besessen haben. Die Entwicklung des Unpaarhuferstammes, die wir in Nordamerika ebenso wie in Europa verfolgen können, spricht gleichfalls dafür, daß die Besiedlung mit Unpaarhufern von Europa und Nordamerika nicht durch einen Faunenaustausch zwischen diesen beiden Gebieten erfolgt ist, sondern daß wir das Entwicklungszentrum der Huftiere in Zentralasien suchen müssen. STEHLIN hat kürzlich mit Nachdruck die Ansicht vertreten, daß Asien die Heimat der Paarhufer gewesen ist und daß von dort aus zu verschiedenen Zeiten Einwanderungen nach Europa und nach Nordamerika erfolgt sind. Für diese Auffassung spricht vor allem der Umstand, daß die Einwanderung der Paarhufer im mittleren und im oberen Eozän Europas keinesfalls von Nordamerika ausgegangen sein kann, ebenso wie auch die obereozäne Einwandererwelle der Paarhufer, die nach Nordamerika vordrang, in keiner näheren Beziehung zu den gleichalterigen oder älteren europäischen Paarhuferfaunen steht. Dagegen deuten nach STEHLIN gewisse Erscheinungen darauf hin, daß die Einwanderung der in den Uinta Beds erscheinenden Paarhufer aus einem Gebiete erfolgt sein muß, das in irgend einer Berührung mit den Paarhufern der im mittleren und oberen Eozän nach Europa eindringenden Einwandererwelle gestanden hat. Aus diesen Gründen kann die gemeinsame Heimat der Paarhufer wohl nirgends anders als in Asien gesucht werden. Die gleiche Ansicht hat auch W. D. MATTHEW (16) vertreten; sie scheint am ehesten geeignet, die Ergebnisse der vergleichenden tiergeographischen Forschungen über die alttertiären Huftiere unserem Verständnisse zu erschließen. Zu den gleichen Ergebnissen gelangen wir auch, wenn wir der Frage nach der Urheimat der Primaten nähertreten, wie ich dies kürzlich getan habe (17), und wir werden ferner zu denselben Schlüssen bei der Analyse der Raubtierfauna Amerikas und Europas geführt (16). Alles spricht somit dafür, daß Asien der eigentliche Entstehungsherd für die meisten Säugetiere gewesen ist und daß die Ähnlichkeiten der einzelnen Faunen Nordamerikas und Europas nur dadurch bedingt sind, daß zu gewissen Zeiten stärkere Wellen gleichzeitig nach Nordamerika und nach Europa aus den zentralen Teilen Asiens abfluteten, während in anderen Zeiten die Wellen bald nach Europa, bald nach Nordamerika abflossen.

Eine der wichtigsten und formenreichsten Gruppen unter den Säugetieren der Bridger Beds sind die Raubtiere. Im Vergleiche zu der geringen Zahl der Paarhufer ist die Fülle der aus diesen

Bildungen bis jetzt bekannten Arten überraschend. Durch die großangelegte Monographie von W. D. MATTHEW über die Carnivoren und Insectivoren des Bridgerbeckens (1) sind wir über diese Formen eingehender unterrichtet als über manche andere Säugergruppe aus diesen Schichten.

Die Raubtiere der Bridgerschichten verteilen sich auf mehrere scharf voneinander geschiedene Gruppen, die Acreodi, Pseudocreodi und Eucreodi. Die Hauptmerkmale, die für die Unterscheidung dieser drei Stämme maßgebend gewesen sind, liegen in der gänzlich verschiedenen Differenzierung des Gebisses und in der verschiedenen Spezialisation der Gliedmaßen.

Bei der primitivsten Gruppe der Raubtiere, die als die Gruppe der Acreodi unterschieden wird, fehlen die für die spezialisierten Carnivoren bezeichnenden Brechscherenapparate im Gebisse gänzlich. Das Gebiß der modernen Raubtiere, z. B. das eines Löwen oder einer Hyäne, weist in jedem Kiefer einen sehr stark vergrößerten Zahn auf, der mit seinem Antagonisten als eine Brechschere funktioniert. Ursprünglich waren die Backenzähne der Carnivoren etwa gleich groß, und die Vergrößerung einzelner Backenzähne ist erst eine Folge weitgehender und lange Zeit fortgesetzter Spezialisation. Die Lage des Brechscherenapparates, wie ich ihn genannt habe (18), ist rein mechanisch bedingt; er muß nach den Gesetzen der Hebelwirkung im Kieferwinkel liegen. Hier werden die Muskeln oder die Hartteile des Beutetieres zerschnitten oder zerbrochen und je nach der verschiedenen Ernährungsart finden wir in der Gestalt der Brechscherenzähne Formunterschiede ausgebildet. Bei den Hyänen sind die Brechscherenzähne wie auch die vorderen Zähne, die als Greifzähne und Reißzähne dienen, sehr plump und massig, weil diese Tiere hauptsächlich Knochen zerbeißen; bei den Katzen und bei den Machairodontinen, die wir in der Pliozänfauna von Pikermi (Fig. 116) kennen gelernt haben, ist dagegen der Brechscherenapparat aus sehr scharfen, schneidenden Zähnen zusammengesetzt, und auch die Reißzähne (Eckzähne) sind außerordentlich scharf und zuweilen sogar mit sägeartig gezackten Rändern versehen.

Bedingt aber auch die Funktion des Brechscherenapparates die konstante Lage der als Brechschere wirkenden Zähne an derselben Stelle, also im Kieferwinkel, so sind es doch keineswegs immer dieselben Zähne des ursprünglichen Gebisses, die zu dieser Aufgabe bei den verschiedenen Stämmen der Carnivoren herangezogen worden sind. Das Gebiß der Carnivoren ist von dem der Insektenfresser oder Insectivoren mit drei Schneidezähnen, einem Eck- oder Reißzahn, vier Prämolaren und drei Molaren im definitiven Gebisse (d. h. nach vollzogenem Zahnwechsel und Ersatz der

Milchmolaren) abzuleiten. Zuerst sind infolge ihrer Lage die letzten Molaren diejenigen, die bei der Herstellung eines Brechscherenapparates im Kieferwinkel in Frage kommen.

Betrachten wir ein Insektenfressergebiß, in dem es noch nicht zur Ausbildung eines Brechscherenapparates gekommen ist, so werden wir uns, wenn wir als Konstrukteure die Aufgabe erhalten, die letzten Backenzahnpaare zu vergrößern und zu je einer oberen und unteren Brechscherenhälfte umzugestalten, vor ein sehr schwieriges und kaum lösbares Problem gestellt sehen. Der Platz für die Vergrößerung des letzten Zahnpaares oben und unten ist dadurch beschränkt, daß der letzte Zahn nicht auf Kosten der vor ihm liegenden vergrößert werden kann; die vorderen Zähne brechen ja früher durch und der



Fig. 236. Sinopa rapax, Leidy, ein Hyaenodontide aus den unteren Bridger Beds von Wyoming. Länge etwas mehr als 1 m. (Nach W. D. MATTHEW.)

letzte muß mit dem Platz vorlieb nehmen, den ihm die vorderen Zähne, die in dichter Reihe stehen, übrig gelassen haben. Nach hinten ist eine Vergrößerung aus dem Grunde ausgeschlossen, weil der Oberkiefer als notwendige Grundlage für die Wurzeln des oberen Zahnes, der zu einer Brechscherenhälfte werden und vergrößert werden soll, nicht weiter nach hinten ausgezogen werden kann. Ebenso ist auch beim unteren letzten Molaren eine derartige Vergrößerung und Ausdehnung nach hinten unmöglich, weil hinter dem letzten Molaren bereits der Unterkieferast steil in die Höhe steigt. Wir würden also vom rein konstruktiven Standpunkte aus nicht imstande sein, dieses Problem zu lösen. Auch die Raubtiere haben keine Lösung des Problems zu finden vermocht. Es ist keine einzige Form bekannt, bei der die beiden letzten Backenzähne, also der untere und der obere dritte Molar, zu einer Brechschere umgeformt worden wären.

Wenn dagegen dem Konstrukteur freigestellt wird, durch Vergrößerung des vorletzten oberen Zahnes und unter Benützung des unteren letzten Molaren eine Brechschere zu konstruieren, so wird

die Lösung dieses Problems leichter gelingen. Sie ist aber nur dann möglich, wenn durch Hinausdrängen des letzten oberen Molaren Platz zur Raumentwicklung des vorletzten Molaren geschaffen wird, da ja auch in diesem Falle eine Vergrößerung auf Kosten der vorderen Zähne ausgeschlossen ist.

Dieser Weg zur Lösung des mechanischen Problems der Schaffung eines vorteilhaften Brechscherenapparates ist in der Tat von einer Gruppe der Carnivoren und zwar schon in sehr früher Zeit beschritten worden. Ein Beispiel dafür bietet das Gebiß von Hyaenodon (Fig. 235, I); seine Vorfahren Sinopa (Fig. 236) und Tritemnodon aus den Bridgerschichten zeigen bereits die Anfangsstufen der Lösung des Problems auf diesem Wege.

Noch günstiger stünde freilich die Aussicht auf eine erfolgreiche Lösung des Problems, wenn dem Konstrukteur gestattet würde, einen noch weiter vorn liegenden Molaren des Oberkiefers zu einer Brechscherenhälfte umzugestalten. Dessen Antagonist im Unterkiefer wäre dann freilich nicht mehr der letzte Molar, sondern der vorletzte, da ja die unteren Zähne stets um einen Platz den oberen voraus sind, so daß z. B. der untere erste Molar mit dem oberen vierten Prämolaren, oder der untere zweite Molar mit dem oberen dritten zusammen arbeitet. Wenn nun der erste obere Molar vergrößert wird, so steht ihm der ganze Raum zu Gebote, den der dritte und der zweite Molar im primitiven Gebiß einnehmen. Werden diese beiden Molaren entfernt, so kann der aus dem ersten oberen Molaren und dem zweiten unteren Molaren zusammengesetzte Brechscherenapparat noch besser ausgestaltet werden, als wenn er vom zweiten oberen und dritten unteren Molaren gebildet wird.

Auch dieser Weg zur Lösung des Brechscherenproblems ist von einer Gruppe der Carnivoren betreten worden. Ein Beispiel dafür bildet das Gebiß der Gattung Oxyaena (Fig. 235 II). Bei ihr ist die allgemeine Schädelform auffallend katzenähnlich, ohne daß jedoch aus dieser Ähnlichkeit ein Schluß auf die Verwandtschaft zwischen Oxyaeniden und Katzen gezogen werden dürfte, denn die Ähnlichkeiten sind rein physiologischer Natur und durch die gleichartige Verkürzung und Verstärkung der Kiefer bedingt. Im mittleren Eozän Nordamerikas treten Gattungen aus dieser Familie auf, die eine große Ähnlichkeit mit echten Katzen, ja sogar auch mit Machairodontinen besitzen; bei Machairoides eothen ist der Unterkiefer an seinem Vorderende sehr hoch, doch ist diese eigenartige Gestalt, die sonst nur bei den echten Machairodontinen wiederkehrt, nicht als Beweis für eine engere Verwandtschaft, sondern nur für eine in beiden Fällen gleichsinnige Funktion des Eckzahnabschnittes anzusehen.

Es gibt aber auch noch eine weitere Lösungsmöglichkeit des mechanischen Problems der Schaffung eines Brechscherenapparates bei den Raubtieren. Wird statt des dritten oder des zweiten oder des ersten oberen Molaren ein noch weiter vorne gelegener Zahn, also der vierte Prämolar, zu der oberen Hälfte der Brechschere umgeformt, so ist der Platz für seine Ausbreitung im Oberkiefer noch bedeutend größer, als dies für die hinter ihm stehenden Zähne der Fall ist. Sein Antagonist im Unterkiefer ist der erste Molar. Wenn somit ein Brechscherengebiß konstruiert würde, das aus dem oberen vierten Prämolaren und dem unteren ersten Molaren besteht, so wären für Entfaltung dieser beiden Zähne viel günstigere Bedingungen als in den früher besprochenen Fällen vorhanden.

Auch dieser Lösungsversuch ist bei den Carnivoren zur Ausführung gelangt, und es ist derjenige, der allein unter den verschiedenen Wegen zur Schaffung eines Brechscherenapparates von den lebenden Raubtieren verfolgt und noch weiter ausgebildet wird (Fig. 235 III). Alle Stämme dagegen, die einen Brechscherenapparat in anderer Weise auszubilden versuchten, als er bei den lebenden Raubtieren geschaffen wurde, sind schon frühzeitig erloschen. Eine Umkehr von der einmal eingeschlagenen Spezialisationsrichtung, bei der z. B. der obere erste und der untere zweite Molar die Brechschere bildeten, zu der Kombination des oberen vierten Prämolaren mit dem unteren ersten Molaren ist unmöglich gewesen. Hier kommen das oben besprochene biologische Trägheitsprinzip und das Prinzip der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung mit voller Klarheit zur Geltung. Und noch eine andere Erkenntnis reift aus den Vergleichen der verschiedenen Lösungsversuche des Problems der Schaffung eines Brechscherenapparates: es muß einleuchten, daß der Vorteil, der dem Organismus in den drei Fällen der Hyaenodontiden, der Oxyaeniden und der lebenden Raubtiere durch die verschiedene Ausbildung des Brechscherengebisses geboten wird, ein sehr ungleichwertiger ist und daß wir somit hier ein Beispiel vor uns haben, das uns deutlich zeigt, daß nicht jede Reaktion des Organismus auf die Reize der Außenwelt unbedingt und gleichmäßig vorteilhaft ist, sondern daß der Vorteil bei verschiedenen Reaktionen graduell verschieden ist. Die Angehörigen der Gruppe der Hyaenodontiden sind sehr rasch an die Grenze der für sie erreichbaren Möglichkeit der Vergrößerung der Brechscherenzähne gelangt; dann war eine weitere Spezialisation unmöglich. Das Gleiche war auch bei den Oxyaeniden der Fall. Nur die Gruppe der Eucreodi, aus der sich die beiden großen Kreise der Arctoidea und der Aeluroidea entwickelten, hat sich zu behaupten vermocht und im Stamme der

Katzen und Hyänen den Brechscherenapparat durch enorme Vergrößerung des oberen vierten Prämolaren und des unteren ersten Molaren unter Unterdrückung aller hinteren Zähne zu einer hohen Stufe der Vollendung gebracht. Und so kommen wir auch zu dem Begriffe des idealen Anpassungstyps (3) als der vom mechanischen Standpunkte aus vorteilhaftesten Lösung eines dem Organismus gestellten mechanischen Problems und werden nach unseren bisherigen Untersuchungen sagen dürfen, daß bei den Katzen und Hyänen der Ausbildungsgrad des Brechscherenapparates sich dem idealen Anpassungstypus, das ist der idealen Lösung des Problems, am meisten genähert hat.

So führt uns die Vertiefung der morphologischen Erforschung irgend einer Tiergruppe in enger Verbindung mit der paläobiologischen Analyse zu Ergebnissen und Schlußfolgerungen, die nicht nur für die Erweiterung unserer Kenntnisse von der betreffenden Gruppe, sondern auch für Fragen von allgemeinem stammesgeschichtlichen Interesse von einschneidender Wichtigkeit sind.



Fig. 237. Schädel von Mesonyx obtusidens, Cope, aus dem Mitteleozän (unterer Bridger) von Wyoming. $^1/_4$ der natürlichen Größe. (Nach W. D. MATTHEW.)

In den Bridger Beds treten uns die Angehörigen von vier Stämmen der Carnivoren entgegen: die Mesonychiden, Oxyaeniden, Hyaenodontiden und Miaciden.

Unter den Mesonychiden treten Mesonyx obtusidens (Fig. 237) und Harpagolestes macrocephalus im unteren, Synoplotherium vorax (Fig. 238, 241) im oberen Bridger auf. Die Klauen dieser Raubtiere waren hufartig und tief gespalten, Hand und Fuß stützten sich auf den dritten und vierten Finger- und Zehenstrahl, waren also nach demselben Typus wie die Gliedmaßen der „paraxonischen“ Huftiere oder der „Paarhufer“ gebaut (Fig. 239 und 240). Im Gebisse dieser Formen ist noch keine Andeutung der Ausbildung eines Brechscherenapparates wahrzunehmen. Sie stellen einen erloschenen Seitenzweig des Carnivorenstammes dar.

Für die Beurteilung von Synoplotherium vorax ist eine Beobachtung von Wichtigkeit, die wir J. L. WORTMAN (18) verdanken. Dieses primitive Raubtier besaß, wie Fig. 241 zeigt, einen auffallend engen Beckenausgang, wenn wir denselben mit dem eines lebenden Raubtieres vergleichen. WORTMAN kommt daher zu dem Schlusse,

daß „there seems to be no escape from the conclusion that the young were born in a very weak and helpless condition, like the Marsupials, a fact which may have had something to do with their extinction, especially when it is remembered that they were exposed to competition with the rapidly developing contemperary Canids". In der Tat stellen ja die Erweiterung des Beckenlumens und die anderen Einrichtungen, die eine Geburt der Jungen in einem vorgeschritteneren Stadium der ontogenetischen Entwicklung ermöglichen,



Fig. 238. Rekonstruktion des Skelettes und des Lebensbildes von Synoplotherium vorax, Marsh, aus dem oberen Teile der Bridger Beds von Wyoming. Das Skelett befindet sich im Yale Museum in New Haven, Conn. — Lebensbild von CH. R. KNIGHT. (Nach H. F. OSBORN.)

einen von den entsprechenden Einrichtungen bei den Beuteltieren so verschiedenen Typus dar, daß wir in der Meinung bestärkt werden, in den Beuteltieren nicht die Ahnen der Plazentatiere, sondern einen vollständig von ihnen getrennten Zweig der Säugetiere zu erblicken, der freilich aus einer mit den Plazentaliern gemeinsamen Stammgruppe entsprossen ist (19).

Die zweite Gruppe, die der Hyaenodontiden (z. B. Sinopa rapax, Fig. 236), besitzt gespaltene Klauen, wie die Mesonychiden, aber Hand und Fuß waren nicht paraxonisch, sondern mesaxonisch gebaut, d. h. der durch die Gliedmaßen laufende Druck verteilte sich nicht gleichmäßig auf die dritte und die vierte Zehe bzw. Finger, sondern nur auf eine einzige, die dritte Zehe bzw. den dritten Finger, während die zweite und die vierte Zehe zur Unterstützung der den Hauptdruck aushaltenden dritten Zehe dienten. Das ist also derselbe Typus, wie er uns im Gliedmaßenbau der

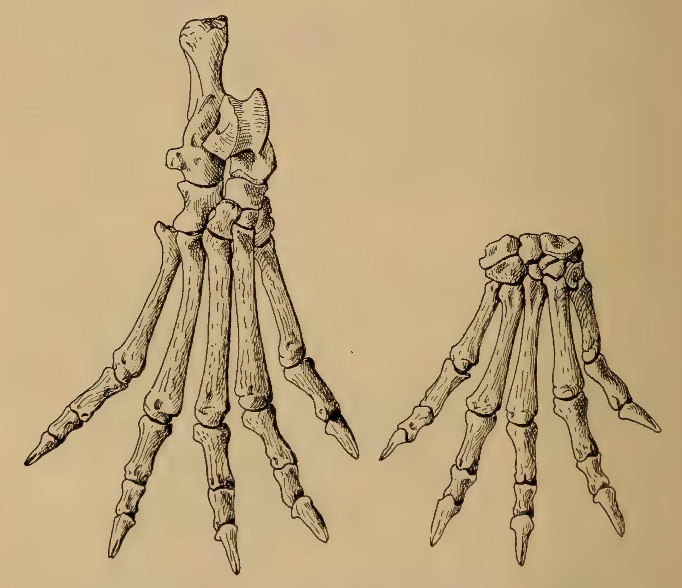


Fig. 239. Links: Hinterfuß, rechts: Hand von Tritemnodon agilis, Marsh, aus dem Mitteleozän (Bridger Beds) von Wyoming, in ungefähr $^2/_3$ der natürlichen Größe. (Nach W. D. Matthew.)

„mesaxonischen" Huftiere oder der „Unpaarhufer" entgegentritt: wieder ein Beispiel für zwei divergente Lösungen eines dem Organismus gestellten mechanischen Problems. Hier findet sich aber bereits die erste Lösungsmöglichkeit der Bildung eines Brechscherenapparates verwirklicht, indem der obere zweite und der untere dritte Molar vergrößert sind. Hierher gehören die Gattungen Sinopa und Tritemnodon. Unter den Nachkommen der Hyaenodontiden der Bridger Beds ist die Gattung Hyaenodon aus dem Obereozän Nordamerikas und Europas zu nennen; eine weitere

Hyaenodontidengattung aus dem oberen Eozän und dem unteren Oligozän Nordamerikas, Europas und Afrikas ist Pterodon, eine gewaltige, fast die Größe des afrikanischen Löwen erreichende Type. Ihre Reste sind auch aus Ostindien bekannt und es ist wahrscheinlich, daß die Verbreitung dieser Gattung von Asien aus erfolgt ist. Auch dieser Stamm erlischt noch im Alttertiär, hat aber etwas länger gelebt als die Oxyaeniden.

Die Oxyaeniden unterscheiden sich von den Hyaenodontiden namentlich durch die

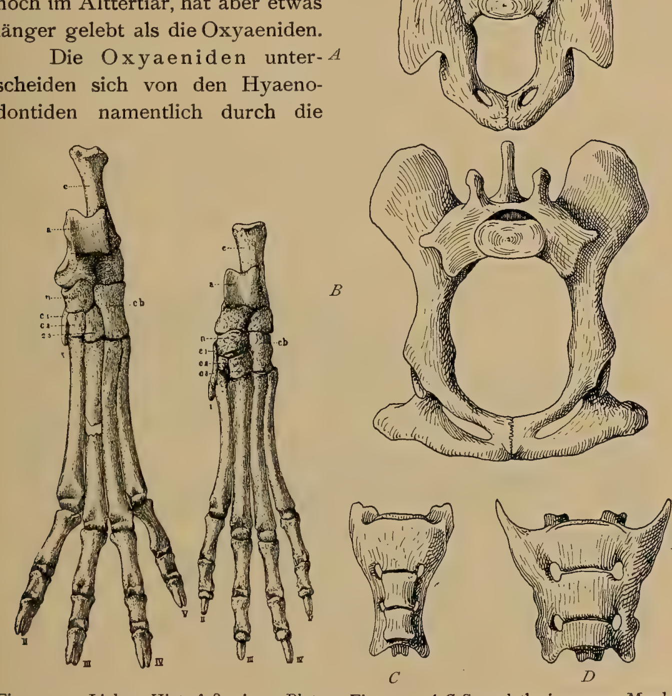


Fig. 240. Linker Hinterfuß eines Bluthundes (rechts), verglichen mit dem von Mesonyx obtusidens, Cope (links), aus den unteren Bridger Beds, Wyoming. — c = Calcaneus, a = Astragalus, n = Naviculare, cb = Cuboid, c_1, c_2, c_3 = Cuneiforme *I—III*, *I—V* = erste bis fünfte Zehe. (Nach J. L. Wortman.)

Fig. 241. *A*, *C* Synoplotherium vorax, Marsh, Mitteleozän (Bridger Beds) von Wyoming, *B*, *D* Canis Inostranzewi familiaris (Neufundländer), rezent. Der Vergleich der Beckenweite (*A*, *B*) sowie des Sacrums (*C*, *D*) zeigt die relativ viel geringere Beckenöffnung von Synoplotherium vorax im Verhältnisse zum rezenten Hunde. (Nach J. L. Wortman.)

verschiedene Lösung der Aufgabe der Brechscherenapparatbildung, da hier der obere erste und der untere zweite Molar die Hälften der Brechschere bilden und der obere und untere dritte Molar bereits

aus der Zahnreihe hinausgedrängt worden sind, da die Entfaltung der vor ihnen stehenden Zähne für die dritten Molaren keinen Raum mehr übrig gelassen hat. Der Fuß fällt durch die stark gespreizte Haltung der Zehen auf. Hierher gehören die Gattungen Patriofelis (Fig. 242), Limnocyon, Thinocyon und Machairoides. Der ganze Seitenzweig erlischt noch im Eozän. Einen sehr merkwürdigen Anblick muß der langschnauzige Limnocyon aus den Bridgerschichten geboten haben, dessen Gliedmaßen auffallend kurz und stark gebogen waren. Die Arten der Gattung Patriofelis scheinen sich dagegen im allgemeinen Habitus sehr den heutigen Feliden



Fig. 242 A. Unterkiefer von Patriofelis ferox, Marsh, aus den oberen Bridger Beds des Bridgerbeckens in Wyoming. $^1/_4$ der natürlichen Größe. — c = Eckzahn, p_2, p_3, p_4 = zweiter bis vierter Prämolar, m_1, m_2 = erster und zweiter Molar. (Nach W. D. Matthew.)



Fig. 242 B. Rekonstruktion des Lebensbildes von Patriofelis ferox, Marsh, aus den Bridger Beds von Wyoming. Rekonstruktion von R. Bruce Horsfall auf Grundlage eines Skelettes im American Museum of Natural History in New York. (Nach W. B. Scott.)

genähert (Fig. 242 B) und dieses Faunenelement der späteren Tertiärzeit in der mittleren Eozänzeit vertreten zu haben. Die Gattung Thinocyon aus den Bridger Beds hat wohl das Aussehen eines afrikanischen Panthers besessen.

Die Stammformen der modernen Raubtiere, die Miaciden, treten schon im unteren Eozän Nordamerikas auf, gelangen aber erst in der Bridgerzeit zu stärkerer Entfaltung. Es sind kleine, indifferente Formen, die die Merkmale der jüngeren Gruppen der modernen Raubtiere noch vereinigt zeigen; in früherer Zeit hat man in derartigen Fällen den leicht zu Mißverständnissen führenden Ausdruck „generalisierte Typen" für solche primitive Formen angewendet. Einzelne Typen ähneln in ihrer Gesamterscheinung den Hunden, andere den Bären; sie werden in der Gruppe der Miacinae zusammengefaßt, die der Gruppe der Viverravinae gegenübergestellt wird, welche Beziehungen zu den Zibethkatzen, Katzen und Hyänen aufweist und andeutet, daß schon zur Bridgerzeit die Spaltung der Raubtiere in die Kreise der Arctoidea und der Aeluroidea angebahnt war. Zu den Miacinen gehören die Gattungen Miacis, Uintacyon, Oodectes, Vulpavus (Fig. 243) und Palaearctonyx, zu den Viverravinen die Gattung Viverravus. Schon bei diesen Ausgangsformen des „Fissipedier"-Stammes sind die Klauenphalangen in Hand und Fuß nicht gespalten wie bei den bisher besprochenen Raubtiergruppen, sondern seitlich komprimiert und zugespitzt. Hand und Fuß waren paraxonisch gebaut.



Fig. 243. Schädel und Unterkiefer von Vulpavus profectus, Matthew, auf den unteren Bridger Beds von Wyoming. — $^1/_4$ der natürlichen Größe. (Nach W. D. MATTHEW.)

Einer reichen Entwicklung begegnen wir bei den in den Bridgerschichten vertretenen Insektenfressern. Bis jetzt sind nicht weniger als vier Maulwurfsarten aus dem unteren Bridger und acht Arten aus dem oberen Bridger beschrieben worden, die sich auf mindestens fünf Gattungen verteilen, von denen Nyctitherium mit fünf Arten die formenreichste ist.

An die Vertreter der Talpiden schließen sich in den Bridgerschichten zahlreiche andere Gattungen und Arten an, deren Zugehörigkeit zu den Insektenfressern vielfach bestritten worden ist. Nur die Stellung der Leptictiden ist unbestritten geblieben; es waren kleine Tiere aus der Verwandtschaft der Igel und Spitzmäuse, die sich nur durch etwas abweichenden Bau der Molaren von diesen unterschieden zu haben scheinen. Die Gliedmaßen waren zum Graben ungeeignet; die Großzehe konnte nicht mehr opponiert werden. Zu dieser Familie gehören z. B. die Gattungen Palaeictops aus dem nordamerikanischen Untereozän (Wasatch Beds) und die Gattungen Ictops, Leptictis und Mesodectes aus dem mittleren Oligozän (Oreodon-

schichten des unteren Brule Clay und vom Cedar Creek). Im Bridger tritt die Gattung Phenacops hinzu, von der bisher allerdings nur sehr dürftige Kieferreste vorliegen.

Eine Insektivorengruppe, die in den Bridgerschichten durch sechs Arten der Gattung Hyopsodus vertreten erscheint, ist dagegen in ihrer systematischen Zugehörigkeit stark umstritten gewesen. Manche Forscher haben mit Nachdruck die Auffassung verteidigt, daß diese Formen nicht zu den Insektenfressern gestellt werden dürfen, sondern den Primaten eingereiht werden müssen. In der Tat bestehen große Ähnlichkeiten zwischen den Hyopsodontiden (Fig. 244) und den primitiven Primaten, aber diese sind dadurch bedingt, daß sich die Hyopsodontiden nicht weit von der Abzweigungsstelle der Primaten von den Insektenfressern befinden und daher Merkmale beider Stämme vereinigt zeigen.

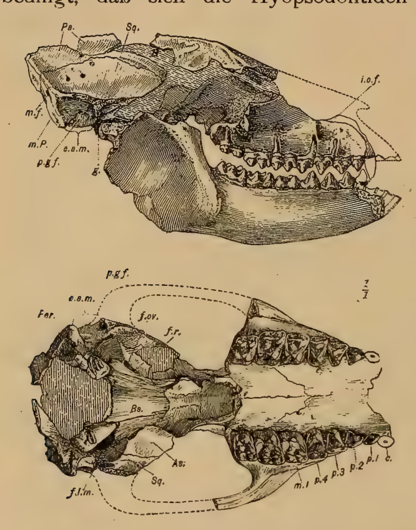


Fig. 244. Schädel von Hyopsodus paulus, Leidy, aus dem Mitteleozän (untere Bridger Beds) Nordamerikas. — Natürliche Größe. (Nach H. F. Osborn.)

Die Arten der Gattung Hyopsodus gehören nach W. D. Matthew (1) zu den häufigsten der Bridger Beds und sind auch in den älteren Eozänschichten Nordamerikas (Wasatch Beds und Wind River Beds) sehr oft angetroffen worden. Die Formen sind durchwegs sehr klein und werden ungefähr den Habitus der Igel besessen haben, ohne daß wir jedoch für sie ein Stachelkleid annehmen dürften.

Die wichtige stammesgeschichtliche Stellung dieser Familie erhellt auch aus den Beziehungen, die zwischen ihr und den Phenacodontiden, einer sehr primitiven Huftiergruppe, bestehen und auf die Matthew nachdrücklich hingewiesen hat.

Eine weitere Gruppe, die durch die sehr eigenartige Gattung Pantolestes gekennzeichnet wird, ist die Familie der Pantolestiden. Die systematische Stellung der Pantolestiden ist noch immer stark umstritten, doch scheinen die von W. D. Matthew vorgebrachten Gründe für ihre Einreihung zu den Insektenfressern das größte

Gewicht zu besitzen. Pantolestes ist in den Bridgerschichten durch mehrere Arten vertreten; er zeigt in der Spezialisation der Gliedmaßen unverkennbare Anpassungen an die aquatische Lebensweise und zwar erinnern gewisse Merkmale geradezu an Robben. Freilich ist kaum an eine Verwandtschaft von Pantolestes mit den Pinnipediern zu denken, da diese aller Wahrscheinlichkeit nach trotz vieler mit den Bären gemeinsamer Züge von Hunden abstammen. Der Schwanz von Pantolestes ist sehr lang gewesen und dürfte bei der Lokomotion im Wasser wahrscheinlich ebenso wie bei den Fischottern verwendet worden sein; dieses Merkmal spricht entschieden gegen eine engere Beziehung zu den Robben. Bis jetzt kennen wir keine jüngeren Gattungen, die sich an Pantolestes anschließen würden; diese Gattung scheint daher nach unseren bisherigen Erfahrungen einem blind endigenden Seitenzweige der Insektenfresser angehört zu haben.



Fig. 245. Metacheiromys tatusia Osb. aus dem Mitteleozän Wyomings (Bridger Beds). Original im American Museum of Natural History in New York. (Nach H. F. OSBORN.)

Die letzte, in ihrer systematischen Stellung gleichfalls vielumstrittene Familie der Insektenfresser sind die Tillotheriiden. Manche Forscher wollen in ihr eine selbständige, schon in sehr früher Zeit vom Hauptstamm abgetrennte Gruppe erblicken; da aber einige Schädelmerkmale in wichtigen Punkten mit jenen der Insektivoren übereinstimmen, so scheinen jene Forscher Recht zu behalten, welche, wie M. SCHLOSSER, für die Einreihung der Tillotheriiden zu den Insektenfressern eingetreten sind. Tillotherium fodiens erreichte die Größe eines Bären; die beiden anderen Arten derselben Gattung (Tillotherium hyracoides und T. latidens) sind noch nicht genauer bekannt und das Gleiche gilt für eine weitere Gattung dieser Familie, Trogosus.

Von großem Interesse ist der Fund einer mit den Gürteltieren verwandten Xenarthrengattung, Metacheiromys, in den Bridgerschichten (Fig. 245). Metacheiromys ist früher mit der durch das

madagassische Fingertier (Cheiromys madagascariensis) vertretenen Familie der Primaten in engere Beziehungen gebracht worden; seither hat jedoch H. F. OSBORN nachgewiesen (20), daß Metacheiromys ein primitiver Vertreter der Ordnung der Xenarthra ist, die durch die südamerikanischen „Edentaten" gekennzeichnet wird. Gewisse Merkmale von Metacheiromys, die durch drei Arten aus den Bridger Beds bekannt ist, zeigen nunmehr, nachdem der größte Teil des Skelettes von Metacheiromys tatusia bekannt ist (24), die große Ähnlichkeit dieser Form mit den südamerikanischen Gürteltieren, worauf schon der von OSBORN gewählte Artname hindeuten soll. Dieser Fund ist von sehr großem tiergeographischen Interesse, denn er bildete den ersten Beweis dafür, daß in einer Zeit, da die Landverbindung zwischen Süd- und Nordamerika, wie wir aus anderen Anhaltspunkten heute bestimmt sagen können, unterbrochen war, in Nordamerika Vertreter einer mit den Xenarthren Südamerikas sehr nahe verwandten Säugetierfamilie lebten. Die Zeit, in der ein Faunenaustausch zwischen Nord- und Südamerika möglich war, um dann plötzlich unterbrochen zu werden und bis zur mittleren Pliozänzeit unterbrochen zu bleiben, ist durch das sogenannte „Notostylopense", die Notostylops-Schichten Argentiniens, bezeichnet, die dem Basaleozän oder dem Untereozän angehören (22).

Wenn also in den mitteleozänen Bridger Beds ein Vertreter der Xenarthren gefunden worden ist, so setzt das unbedingt, nach dem, was wir über die Landverbindung zwischen Nord- und Südamerika heute wissen, voraus, daß schon im Untereozän die nahen Verwandten, bzw. die Vorfahren von Metacheiromys in Nordamerika gelebt haben müssen. Es stand also zu erwarten, daß eines Tages im Untereozän oder Basaleozän Nordamerikas ein primitiver Xenarthrer zum Vorschein kommen müsse.

Diese Erwartung hat sich rascher erfüllt, als man hoffen durfte. Schon im Jahre 1918 konnte W. D. MATTHEW aus den untereozänen Gray Bull Beds (Wasatch Beds) des Bighorn-Beckens in Wyoming die erste, aus den zwischen den Torrejonschichten und Wasatchschichten liegenden Clark Fork Beds von Wyoming die zweite und von einem dritten Fundorte in den Wasatch Beds die dritte (allerdings nicht genauer bestimmbare) Art einer primitiven Xenarthrengattung beschreiben, die er Palaeanodon nannte (unterschieden sind zwei Arten, Palaeanodon ignavus aus den Wasatch Beds und Palaeanodon parvulus aus den Clark Fork Beds). Die sorgfältige Untersuchung dieser außerordentlich wichtigen Funde durch W. D. MATTHEW (23) ergab, daß es sich in Palaeanodon um den erwarteten sehr nahen Verwandten von Metacheiromys aus den Bridger Beds handelt.

Durch diese wichtige Entdeckung tritt nun die Frage wieder in den Vordergrund, ob die südamerikanische Säugetierfauna, die zwischen dem Untereozän und dem mittleren Pliozän von Nordamerika vollständig abgeschnitten war, wirklich nordamerikanischen Ursprungs ist oder ob sie nicht vielleicht aus einer alten, einheimischen und in ihren Wurzeln bis in die Kreidezeit zurückreichenden Fauna hervorgegangen ist. MATTHEW ist geneigt, die Frage im letzteren Sinne zu beantworten, und wir werden nur hoffen dürfen, einmal genauere Anhaltspunkte für dieses in tiergeographischer Hinsicht so ungewöhnlich wichtige Problem erhalten zu können.



Fig. 246. Unterkiefer von Pelycodus frugivorus, Cope, aus den Wasatch Beds (Untereozän) von Wyoming. — Natürliche Größe. (Nach H. F. OSBORN.)

Den Abschluß der verschiedenen in den Bridger Beds gefundenen Säugetiere bilden die Primaten (24).

Die zahlreichen Arten der mitteleozänen Primaten Nordamerikas, die bis jetzt ausschließlich aus den Bridger Beds bekannt sind, verteilen sich auf folgende Familien: die Notharctiden, die Anaptomorphiden, die Necrolemuriden und die Microsyopiden.

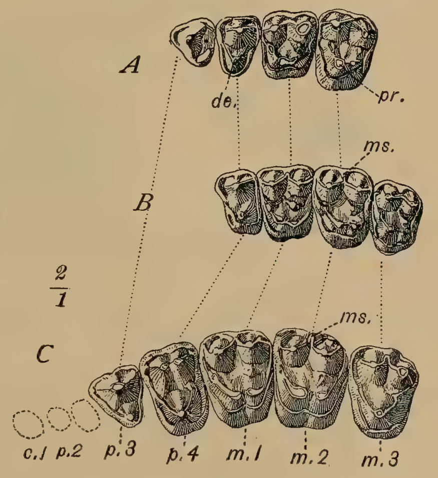


Fig. 247. *A* Pelycodus frugivorus. — Wasatch Beds, Nordamerika. — $^2/_1$ der natürlichen Größe. — *B* Notharctus nunienus. — Wind River Beds, Nordamerika. — $^2/_1$ der natürlichen Größe. — *C* Notharctus spec. — Bridger Beds, Nordamerika. — $^2/_1$ der natürlichen Größe. — (Form und Entwicklung der oberen Backenzähne der Notharctiden). (Nach H. F. OSBORN.)

Die Notharctiden, deren älteste Reste aus dem Untereozän Nordamerikas (Wasatch Beds) bekannt sind, beginnen mit langschnauzigen Formen (Fig. 246), deren obere Molaren noch die für alle primitiven Säugetiere bezeichnende Dreieckform (den „trituberkulären“ Typus) besitzen (Fig. 247); aus ihnen gingen dann die verschiedenen Arten der Gattung Notharctus hervor, die zuerst im Wind River (oberes Untereozän) auftritt und sowohl durch die

Schnauzenverkürzung wie durch die allmählich in die Viereckform übergehende Kronengestalt der Molaren eine höhere Spezialisationsstufe innerhalb der Familie darstellt. Die Notharctiden sind im Bridger durch eine Art der Gattung Pelycodus sowie durch vier Arten der Gattung Notharctus vertreten.

An die Notharctiden schließt sich die Familie der Anaptomorphiden an. Die Gattungen Anaptomorphus, Washakius, Hemiacodon und Omomys sind die bisher bekannten Vertreter der Familie. Tetonius homunculus (Fig. 248), der früher zur Gattung Anaptomorphus gestellt worden ist, bildet dagegen zusammen mit den Gattungen Absarokius und Uintanius nach den letzten Untersuchungen STEHLINs das nordamerikanische Element der auch in Europa (Fig. 249) nachgewiesenen Familie der Necrolemuriden.

Die Primaten der Bridger Beds sind durchwegs kleine bis sehr kleine Tiere gewesen; wahrscheinlich waren sie Baumbewohner. —





Fig. 248. Links: Schädel von Tetonius homunculus aus dem Untereozän (Wasatch Beds) Nordamerikas. Natürliche Größe. (Nach H. F. OSBORN.) Rechts: Rekonstruktion des Lebensbildes, vergrößert. (Nach W. B. SCOTT.)

Wenn wir es nunmehr versuchen, uns aus diesen zahlreichen Typen ein Lebensbild der Bridgerfauna zu rekonstruieren, so befinden wir uns hier auf einem viel schwankenderen Boden als dies bei der Rekonstruktion der Lebensbilder aus den höheren Stufen der Tertiärzeit der Fall war. Die verschiedenen Formen, deren Reste uns in den Tuffen des Horizontes B der Bridger Beds sowie in den höheren Schichten der Ablagerungen des Bridger Beckens erhalten geblieben sind, entfernen sich größtenteils so weit von den verschiedenen lebenden Verwandten, daß wir nur sehr schwer Analogien in der Lebensweise feststellen können, die wir z. B. bei der Analyse der Pikermifauna oder jener der österreichischen Miozänfauna bis in Einzelheiten zu verfolgen imstande waren. Nur in großen Zügen und allgemeinen Umrissen werden wir uns ein Bild von dem

Leben und Treiben der Säugetierwelt der Bridgerzeit verschaffen können.

Der Landschaftscharakter der Gegenden, in welchen die Bridgerfauna lebte, ist verhältnismäßig leicht zu skizzieren. Wir haben schon in der Einleitung dieses Abschnittes darauf hinweisen können, daß die Schichten des Bridger Beckens zum Teile in Seen gebildet wurden, daß aber die reichen Knochenlager, namentlich die an der Basis des Horizontes B, von Tieren herrühren, die vulkanischen Katastrophen zum Opfer gefallen sind. Die Vegetation des Gebietes ist wohl eine tropische oder subtropische gewesen; in den Schiefern

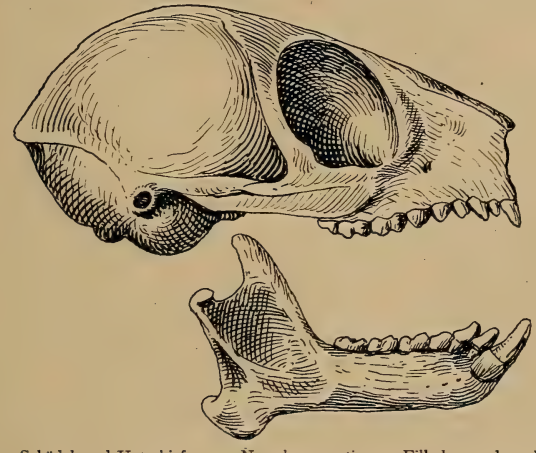


Fig. 249. Schädel und Unterkiefer von Necrolemur antiquus, Filhol, aus den obereozänen Phosphoriten des Quercy in Frankreich. — Rekonstruktion von H. G. STEHLIN, auf Grundlage zweier Schädel in den Museen von Basel und Montauban, 1916. — $^2/_1$ natürliche Größe. (Nach H. G. STEHLIN, umgezeichnet.)

des Green River-Gebietes, welche unmittelbar unter den Bridger Beds liegen, sind viele Palmenreste gefunden worden. Daß der Bridgersee von Dickichten umsäumt gewesen sein dürfte und nicht an eine Buschsteppe grenzte, dürfte wohl aus dem Vorhandensein zahlreicher Formen hervorgehen, die wir als Waldbewohner ansprechen müssen, wie die Primaten, Insektivoren usw. In diesen Dickichten lebte eine sehr reiche Huftierfauna, freilich von einem einförmigen Aussehen; nur die größeren Uintatherien, die erst in der oberen Bridgerstufe auftreten, haben die „Großtiere" der damaligen Ungulatenwelt verkörpert. Das überreiche Vorkommen von Raubtieren spricht jedenfalls dafür, daß diese Tiere reiche Beute fanden und daß die Wälder in der Umgebung des Bridgersees

dicht bevölkert gewesen sein müssen. Sind auch bisher keine Vogelreste aus diesen Bildungen beschrieben, so werden wir doch auch ein reiches Vogelleben für diese Gegenden annehmen dürfen. In den Uferdickichten sonnten sich Schildkröten und große Krokodile (25), der See selbst war von zahlreichen Fischen belebt; Pantolestes hat wohl nach Art der Fischottern in diesem See gejagt.

Aber alle Einzelheiten, die diesem Bilde einzufügen wären, gehen über das Maß dessen hinaus, was der Paläozoologe bei dem heutigen Stande der Kenntnisse von der Bridgerfauna zu sagen imstande ist. Und diese Erkenntnis, nur ein in nebelhaften Umrissen verschwimmendes Bild von dem Leben der Bridgerfauna entwerfen zu können, muß uns bestimmen, zurückhaltend zu sein.

Literaturnachweise.

(1) W. D. MATTHEW, The Carnivora and Insectivora of the Bridger Basin, Middle Eocene. — (Memoirs Amer. Mus. Nat. Hist., New York, Vol. IX, Part VI, August 1909, p. 291—567.)

(2) W. J. SINCLAIR, Volcanic Ash in the Bridger Beds of Wyoming. — (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, Vol. XXII, Art. XV, 1906, p. 273.)

(3) O. ABEL, Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere, 1912, p. 35.

(4) W. J. SINCLAIR, The Washakie, a Volcanic Ash Formation. — (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, Vol. XXVI, Art. IV, 1909, p. 25.)

(5) H. F. OSBORN, Cenozoic Mammal Horizons of Western North America. — (Bulletin 361 of the U. S. Geol. Survey, Washington 1909).

(6) O. C. MARSH, Dinocerata. A Monograph of an Extinct Order of Gigantic Mammals. — (Monographs of the U. S. Geol. Survey, Vol. X, Washington 1884).

(7) H. F. OSBORN, Titanotheres of the American Museum of Natural History. — (American Naturalist, Vol. XXX, No. 350, 1896, p. 162.)

Derselbe, The Cranial Evolution of Titanotherium. — (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., Vol. VIII, Art. IX, 1896, p. 157.)

Derselbe, Lambdotherium not related to Palaeosyops or the Titanotheres. — (Amer. Naturalist, Vol. XXXI, 1897, p. 55.)

Derselbe, The Four Phyla of Oligocene Titanotheres. — (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., Vol. XVI, Art. VIII, 1902, p. 91.)

Derselbe, New or little known Titanotheres from the Eocene and Oligocene. — (Ebenda Vol. XXIV, Art. XXXII, 1908, p. 599.)

Derselbe, The Continous Origin of Certain Unit Characters as observed by a Palaeontologist. — (Harvey Lecture). — (Harvey Society Volume, 7 th. Ser., Nov. 1912, p. 153—204.)

Derselbe, Biological Conclusions drawn from the Study of the Oligocene Titanotheres. — (Science, N. S., Vol. XXXIII, No. 856, 1911, p. 825.)

Derselbe, Lower Eocene Titanotheres. Genera Lambdotherium, Eotitanops. — (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., Vol. XXXII, Art. XXI, 1913, p. 407.)

Derselbe, Recent Results in the Phylogeny of the Titanotheres. — (Bull. Geol. Soc. America, Vol. 25, No. 3, 1914, p. 403.)

Derselbe, New Methods of Restoring Eotitanops and Brontotherium. — (Ebenda, p. 406.)

Derselbe, Origin of Single Characters as Observed in Fossil and Living Animals and Plants. — (Presidential Adress before the Paleontological Society of America; American Naturalist, Vol. XLIX, No. 580, 1915, p. 193, bes. 212, 215.)

Derselbe, Two New Oligocene Titanotheres. — (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., Vol. XXXV, Art. XL, 1916, p. 721.)

Derselbe, New Titanotheres of the Huerfano. — (Ebenda, Vol. XLI, Art. XV, 1919, p. 557.)

(8) Boeckh, Brachydiastematherium transsylvanicum Bkh. et Maty. — (Mitteilungen aus dem Jahrbuche der kgl. ung. geol. Reichsanstalt, Bd. IV, 1876, p. 125.)

(9) F. Toula, Zwei neue Säugetierfundorte auf der Balkanhalbinsel. — (Sitzungsberichte der k. Akad. d. Wiss. Wien, math. nat. Kl., Bd. CI, Wien 1892, p. 608.)

(10) E. Kiernik, Ein neuer Titanotheriumfund in Europa. — (Bulletin de l'Acad. des Sciences de Cracovie, Décembre 1912, Krakau, 1913, p. 1211.)

(11) Vor einigen Jahren hat J. W. Gidley aus dem Paleozän (Fort Union Beds, Nord Dakota) unter dem Namen Titanoides mehrere Backenzähne des Ober- und Unterkiefers eines Ungulaten beschrieben, der möglicherweise in die Ahnengruppe der Titanotherien zu stellen ist (Notice of a New Paleocene Mammal, A Possible Relative of the Titanotheres. — (Bull. A Proceedings U. S. Nat. Mus., Vol. 52, Washington 1917, p. 431.)

(12) W. Kowalevsky, Monographie der Gattung Anthracotherium und Versuch einer natürlichen Klassifikation der fossilen Huftiere. — (Palaeontographica, Bd. XXII, 1874, p. 263—285.)

(13) H. F. Osborn, The Causes of Extinction of Mammalia. — (American Naturalist, Vol. XL, No. 480, November 1906, p. 847.)

(14) O. Abel, Aufgaben und Ziele der Paläozoologie. — (Verhandlungen der k. k. zool.-bot. Gesellschaft in Wien, Bd. LVII, 1907, p. [77].)

Derselbe, Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. — 1912, p. 643.

Derselbe, Verfehlte Anpassungen bei fossilen Wirbeltieren. — (Festschrift für J. W. Spengel, Zool. Jahrbücher, Suppl.-Bd. XV, Bd. I, 1912, p. 597.)

Derselbe, Das Entwicklungstempo der Wirbeltierstämme. — (Vorträge zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse in Wien, 58. Jahrgang, 4. Heft, p. 30.)

(15) H. Stehlin, Die Säugetiere des schweizerischen Eozäns. — Kritischer Katalog der Materialien. — (Abhandlungen der schweizerischen paläontologischen Gesellschaft, Vol. XXXIII, 1906, XXXV, 1908, XXXVI, 1910.)

(16) W. D. Matthew, Climate and Evolution. — (Annals of the New York Academy of Sciences, Vol. XXIV, 1915, p. 171—318.)

(17) O. Abel, Das Entwicklungszentrum der Hominiden. — (Sitzungsberichte der anthropologischen Gesellschaft in Wien, 1918—1919, p. [25], [27]—[29].)

(18) Obwohl ich, wie ich dachte, überzeugend dargelegt hatte, daß der sogenannte „Reißzahn" der Raubtiere nicht zum „Reißen" dient und daher seinen Namen mit Unrecht führt — der Eckzahn funktioniert wirklich als Reißzahn, wie die Beobachtung jedes fressenden Landraubtieres mit typischem Carnivorengebiß zeigt —, so begegnet man doch noch immer in der Literatur da und dort der Bezeichnung von $P_{\underline{4}}$ und $M_{\overline{1}}$ als „Reißzähne", eine Bezeichnung, die doch aus unserem Vorstellungskreise einmal verschwinden sollte.

(18a) J. L. Wortman, Studies of Eocene Mammalia in the Marsh Collection. — American Journal of Science (4), Vol. XII, December 1901, p. 424.)

(19) O. Abel, Die Anfänge des Säugetierstammes. — (Verhandl. k. k. zool.-bot. Ges., Wien, Bd. LVII, 1907, p. [249].)

(20) H. F. OSBORN, An Armadillo from the Middle Eocene (Bridger) of North America. — (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York, Vol. XX, Art. XII, 1904, p. 163.)

(21) Derselbe, The Age of Mammals. — (New York 1910, p. 162—164.)

(22) O. ABEL, Die vorzeitlichen Säugetiere. — Jena 1914, p. 22 (Tabelle).

(23) W. D. MATTHEW, A Revision of the Lower Eocene Wasatch and Wind River Faunas. — Part V. — (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, Vol. XXXVIII, Art. XVI, 21. December 1918, p. 620.)

(24) H. F. OSBORN, American Eocene Primates, and the Supposed Rodent Family Mixodectidae. — (Ibidem, Vol. XVI, Art. XVII, 28. Juni 1902, p. 169.)

W. D. MATTHEW, Revision of the Lower Eocene Primates. — (Ibidem, Vol. XXXIV, 1915, p. 429.)

W. K. GREGORY, I. On the Relationship of the Eocene Lemur Notharctus to the Adapidae and to other Primates. II. On the Classification and Phylogeny of the Lemuroidea. — (Proceedings of the Paleontological Society. Bulletin of the Geolog. Soc. Amer., Vol. XXVI, 1915, p. 419.)

H. G. STEHLIN, Die Säugetiere des schweizerischen Eozäns. — Kritischer Katalog der Materialien. — (Abhandl. Schweiz. Paläont. Ges., Bd. XXXVIII, 1912 und Bd. XLI, 1916, p. 1165—1552 der Monographie, VII. Teil, 1. und 2. Hälfte).

(25) Ein vorzüglich erhaltener Schädel eines Krokodils aus den Bridger Beds (gesammelt von P. MILLER bei Henry Fork Hill im Horizont C 4) ist kürzlich von CH. C. MOOK beschrieben worden: Description of a Skull of a Bridger Crocodilian. — (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., Vol. XLIV, Art. XI, 13. April 1921, p. 111.)

V. Das Niobrarameer der oberen Kreideformation Nordamerikas.

Die ungeheuren Prärien Nordamerikas zwischen dem 97. und 105. Meridian W. Gr. (Fig. 250) sind für die Paläontologie Fundgruben von unschätzbarer Bedeutung geworden. Zu den fossilreichsten Schichten gehören die Ablagerungen aus der oberen Kreideformation,



Fig. 250. Karte der Central Great Plains in Süddakota, Ostwyoming, Nebraska, Ostcolorado und Kansas. (Nach N. H. DARTON.)



Fig. 251. Überlagerung des Carlille-Schiefers durch den Niobrarakalk am Ufer des Missouri, Nordost von St. James in Nebraska. (Die Auflagerungsfläche ist durch den ausgestreckten Arm des Mannes an der Felswand bezeichnet. Phot. von G. E. Condra). (Nach N. H. DARTON.)



Fig. 252. Der massive Niobrarakalk (unten, links) durch den Pierre-Schiefer (rechts, ober der Schutthalde) überlagert. — Phot. von G. E. Condra. (Nach N. H. DARTON.)

die nach dem Niobrara River, einem Seitenflusse des Missouri, der südlich vom 43. Parallel verläuft, als die Niobraraschichten oder als „Niobrara Cretaceous“ bezeichnet werden. Sie werden von den Bentonschichten unterlagert (Fig. 251) und von den Pierreschichten überdeckt (Fig. 252).

Die Niobraraschichten stellen den kalkigen Absatz einer seichten großen Meeresbucht dar, in der ein reiches Tierleben herrschte. Nur an einzelnen Stellen enthalten sie Reste von Landpflanzen und Landtieren; sonst sind in ihnen ausschließlich Reste mariner Tiere angetroffen worden (1).



Fig. 253. Eine große Auster (Haploscapha grandis), mit einem Durchmesser von etwa 33 cm, aus der oberen Kreide von Kansas. (Nach E. D. Cope.)

Die Küste dieser großen Meeresbucht ist im Westen zu suchen. Die Erforschung der Aufschlüsse der Kreidebildungen an den Rändern der „Central Great Plains“, welche im Westen von den Bighorn Mountains und Rocky Mountains gebildet werden, im Süden ungefähr durch den Lauf des Arkansas River bezeichnet sind und im Osten in südnördlicher Richtung aus Kansas durch Nebraska nach Süddakota etwa längs des 98. und 97. Meridians verlaufen, hat ergeben, daß die Mächtigkeit der Niobraraschichten in Zentral-Südost-Colorado am größten ist und hier etwa 230 m erreicht, während sie in Süddakota bis auf 30 m herabsinkt. In Kansas beträgt die durch-

schnittliche Mächtigkeit etwa 100 m und etwas darüber und sinkt bei der Mündung des Niobrara River in den Missouri auf etwa 70 m herab. Diese Abnahme der Mächtigkeit von Südwesten nach Nordosten läßt sich im ganzen Bereiche der Niobraraschichten verfolgen und beweist, daß die Küste, von der die Kalkschlammmassen in das Meer geschwemmt wurden, nicht im Nordosten oder Osten, sondern im Südwesten und Westen gesucht werden muß.



Fig. 254. Bank von Ostrea congesta, ein bezeichnendes Leitfossil des Niobrarakalkes (obere Kreide) aus Kansas. — Verkleinert. (Nach N. H. DARTON.)

Überall sind die Niobraraschichten durch das Vorkommen von Austern gekennzeichnet, die stellenweise bankbildend auftreten. Haploscapha grandis (Fig. 253), eine Riesenauster mit verhältnismäßig dünnen Schalen, erreicht zuweilen eine Schalenlänge von über einem halben Meter; in ungeheuren Mengen findet sich die kolonienbildende kleine Austernart Ostrea congesta (Fig. 254). Schon dieses massenhafte Auftreten von Austern spricht für die Annahme einer weiten Seichtsee, in der der Niobrarakalk zur Ab-

lagerung gelangte. In der unteren, blau gefärbten Abteilung des Niobrarakalkes sind stellenweise, wie bei Fort Hays, Inoceramen (Inoceramus problematicus) sehr häufig; in denselben Schichten finden sich viele Zwischenlagen von Gips, der auch zuweilen die Knochen der Meeresreptilien inkrustiert. Besonders schöne Gipsvorkommnisse sind von Eagle Tail (Colorado) und aus Sheridan bekannt. Diese Vorkommen beweisen, daß in der Nähe der Küste einzelne seichtere Lachen vorhanden waren, in denen das Meerwasser verdunstete, so daß der Gips ausgefällt werden konnte.



Fig. 255. Charles Sternberg und sein Sohn, mit der Aushebung einer großen Platte mit Fossilresten aus dem Kansas Kalk (Niobrara Cretaceous) in Gove County, Kansas, beschäftigt. (Nach CH. H. STERNBERG.)

Die Landschaft stellt im Bereiche der Niobrarakalke eine trostlose Einöde dar. Meilenweit fehlt der Baumwuchs, auf Hunderte von Metern sieht man nicht einmal einen Grashalm. Nur eine buschförmige Wüstenpflanze besiedelt spärlich das Gebiet; sie senkt ihre Wurzeln tief in die Klüfte des weichen Kalkes hinein und wenn diese auf ihrer Wanderung in die Tiefe auf einen fossilen Knochen treffen, so umziehen sie ihn, dringen in die feinen Spalten und Risse ein und zersprengen ihn. So werden die Pflanzen zu den schlimmsten Feinden des Sammlers, der in diesen Gebieten nach Fossilresten sucht (Fig. 255).

Die Trostlosigkeit der Landschaft wird nur durch die eigentümlichen Erosionsformen des nackten Gesteins gemildert (Fig. 256); schon der Gegensatz zwischen den blau gefärbten unteren Schichten des Kalkes und den oberen, gelb bis lichtrot verwitternden Schichten

(Fig. 257) schafft durch den Farbenkontrast reizvolle Bilder. Dieser Reiz wird noch verstärkt durch die eigenartigen Verwitterungsformen der Kalkfelsen. Aus einiger Entfernung meint der Reisende Ruinen,



Fig. 256. Der „Castle Rock" in Gove County, Kansas, aus dem Kalke der Niobrara-Gruppe der oberen Kreideformation Nordamerikas bestehend; die Spitze des Felsens wird von einem Fetzen jüngeren Tertiärs (Loup Fork-Schichten) gebildet. (Nach CH. H. STERNBERG.)



Fig. 257. Der „Coffee Mill Hell Creek", ein Felsen in Gestalt eines „Zeugenberges", bestehend aus dem Kansaskalk (obere Kreide, Niobrara Cretaceous). (Nach CH. H. STERNBERG.)

Kirchen, zinnengekrönte Burgen, selbst ganze Städte in der Wüste zu sehen, eine Folge der für die „Big Bad Lands" bezeichnenden Erosionsformen der meist sehr weichen und leicht zerstörbaren

Gesteinsschichten, die ohne den Schutz einer dichten Vegetationsdecke der Zerstörung ausgesetzt sind.

Bei einer Wanderung durch dieses im Sommer unerträglich heiße und im Winter von furchtbaren Schneestürmen heimgesuchte Gebiet kann man auf dem Boden der Wasserrisse und Trockentäler sehr häufig vereinzelte Zähne, Kieferstücke, Wirbel und Gliedmaßenknochen neben vielen Muschelschalen finden, die aus den an den Abhängen ausstreichenden Schichten auswittern. Schon vor langer Zeit haben die nordamerikanischen Forscher in diesem Gebiete gesammelt; schon zu der Zeit, da E. D. COPE (2) seine Monographie der Wirbeltiere aus der Kreide Nordamerikas veröffentlichte (1875), waren aus dem Niobrarakalk 4 Vogelarten, 37 Reptilienarten und 48 Fischarten unterschieden worden. Fortgesetzte Aufsammlungen durch einzelne „Fossil Hunters", unter denen sich Charles H. STERNBERG die größten Verdienste um die Vermehrung unserer Kenntnisse von der Niobrarafauna erworben hat (3), haben die nordamerikanischen Museen um eine Fülle wertvoller Funde bereichert. Einige dieser Schätze haben auch ihren Weg nach Europa gefunden. Bis jetzt sind Tausende von Knochenresten der das Niobrarameer beherrschenden Mosasaurier geborgen worden und selbst von dem nicht allzu häufigen Riesenflugsaurier Pteranodon bewahrt das Peabody-Museum in New Haven nach G. F. EATON nicht weniger als die Reste von 465 Individuen (4). Solche Ziffern mögen jene, die so gerne das Schlagwort von der „Lückenhaftigkeit der paläontologischen Überlieferung" im Munde führen, ein wenig nachdenklich stimmen.

Die Reste der wirbellosen Tiere wie der Wirbeltiere, die in den Niobrarakalken gefunden wurden, gehören fast ausschließlich marinen Formen an. Während wir in so vielen anderen Fällen in Meeresablagerungen die Reste von Landtieren finden, die von Flüssen in das Meer geschwemmt worden sind, fehlen diese rein terrestrischen Elemente fast vollständig. Von Vögeln sind nur Wasservögel gefunden worden, von Schildkröten nur Meeresschildkröten; der Riese unter den Flugreptilien, Pteranodon, ist gleichfalls ein Meeresbewohner gewesen wie heute der Albatros. Die Fische, Plesiosaurier und Mosasaurier vervollständigen das Bild der marinen Wirbeltiere, welche das Gebiet des Niobrarameeres belebten. Oft sind die Skelette der Wirbeltiere vollkommen zerfallen, ein Beweis dafür, daß die Kadaver in stark verwestem Zustande nach längerem Treiben auf der Oberfläche des Meeres zu Boden sanken und dort wahrscheinlich von Aasfressern, wie Fischen, Krebsen usw. weiter zerstört wurden; zuweilen trifft man jedoch auch vorzüglich erhaltene Skelette an. Eine große Zahl von Forschern hat sich mit der Be-

arbeitung der Überreste beschäftigt; die Niobrarafauna gehört heute zu den am besten bekannten marinen Vertebratenfaunen der Vorzeit und der Reichtum der Formen gestattet uns, ein Lebensbild dieser Meeresbewohner zu entwerfen, wie dies sonst in ähnlich vollständiger Weise in keinem anderen Falle möglich ist; nur die Oberkreidefauna Belgiens nähert sich durch ihren Reichtum an Mosasauriern und Schildkrötenresten der Niobrarafauna, kann sich aber nicht mit dieser messen, da die Zahl der von hier bekannten Arten und der größeren Gruppen weit hinter der Niobrarafauna zurückbleibt.

Die Beherrscher dieses flachen Austernmeeres waren die gewaltigen Mosasaurier.

Die Mosasaurier oder Maasechsen — man hat sie nach dem ersten Fundorte bei Maestricht so genannt — gehören dem Stamme

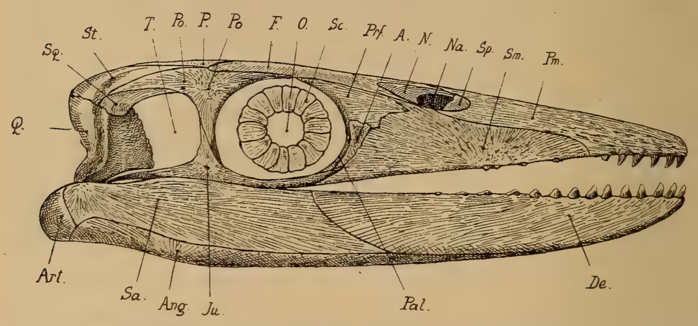


Fig. 258. Rekonstruktion des Schädels von Thalattosaurus Alexandrae, Merr., aus der oberen Trias von Shasta County in Kalifornien. Ungefähr $^{1}/_{7}$ der natürlichen Größe. (Nach J. C. MERRIAM.)
A. = Adlacrymale. *Ang.* = Angulare. *Art.* = Articulare. *De.* = Dentale. *F.* = Frontale. *Ju.* = Jugale. *N.* = Nasale. *Na.* = Nasenöffnung. *O.* = Orbita (Augenhöhle). *P.* = Parietale. *Pal.* = Palatinum. *Pm.* = Praemaxillare. *Po.* = Postorbitale. *Prf.* = Praefrontale. (*aut.*) = Lacrymale. *Q.* = Quadratum. *Sa.* = Supraangulare. *Sc.* = Sklerotikalplattenring. *Sm.* = Supramaxillare. *Sp.* = Septomaxillare. *Sq.* = Squamosum. *St.* = Supratemporale. *T.* = Temporalfenster („Schläfengrube").

der Lepidosauria oder Squamata an und sind daher als nahe Verwandte der Eidechsen und Schlangen zu betrachten.

Dreimal sind im Laufe des Mesozoicums von den terrestrischen Lacertiliern Formenreihen abgezweigt, die sich an das Meeresleben angepaßt und dabei weitgehende Umformungen erlitten haben. Die erste Gruppe dieser marin gewordenen Lacertilier ist in der Trias entstanden (5) und noch in dieser Formation nach kurzer Blütezeit erloschen; das ist die Unterordnung der Thalattosaurier (Fig. 258). Sie scheinen aber auch in dieser Formation keine weite Verbreitung gehabt zu haben, da sie bisher nur aus Kalifornien bekannt sind;

schon aus dem Lias kennen wir keine Thalattosaurier mehr und sie dürften schon zu dieser Zeit ausgestorben gewesen sein. Eine zweite, von terrestrischen Lacertiliern abgezweigte und marin gewordene Gruppe sind die Dolichosauria; diese Unterordnung tritt mit den Gattungen Pontosaurus und Adriosaurus zuerst in der Unterkreide des adriatischen Küstenlandes auf und erlischt mit Dolichosaurus in der Oberkreide Englands.

Die dritte Gruppe, die von terrestrischen Lacertiliern entsprungen ist und sich an das Leben im Meere angepaßt hat, ist die Unterordnung der Mosasaurier. Auch diese Gruppe erscheint wie die Dolichosaurier zuerst in der Unterkreide Dalmatiens und des adriatischen Karstes und erreicht in der oberen Kreide eine hohe Blüte; aus der oberen Kreide Europas sind die Gattungen Mosasaurus, Plioplatecarpus, Hainosaurus (6) und Globidens (7) bekannt, aus den Ablagerungen des Niobrarameeres die Gattungen Tylosaurus, Clidastes und Platecarpus (8), denen aus der Oberkreide (Obersenon) von Alabama die Gattung Globidens (9) anzureihen ist.



Fig. 259. Rekonstruktion des Skelettes von Platecarpus coryphaeus, Cope, aus der oberen Kreide (Niobrara Cretaceous) von Kansas. Aus zwei gleichgroßen Skeletten kombiniert: das eine (Nr. 16) vom Butte Creek, Logan County, das zweite (Nr. 30) vom Beever Creek, Gove County, gesammelt von L. Sternberg und G. F. Sternberg, 1918. Die Vorderflossen sind gleichfalls von zwei verschiedenen Individuen genommen. Paläontologisches Museum der Universität Upsala. $^{1}/_{25}$ der natürlichen Größe. (Nach C. Wiman, 1920.)

Die Mosasaurier besaßen einen langgestreckten Körper und erinnern in ihrer allgemeinen Körperform am meisten an den Grottenolm (Proteus); ihre Gliedmaßen waren zu Ruderflossen umgeformt, die den Körper bei seiner schlängelnden Lokomotion als Ruder und Steuer unterstützten. Der Schwanz spielte bei der Lokomotion nicht die Rolle wie bei Ichthyosaurus oder Geosaurus und vielen anderen Schwimmtieren und war daher nur in geringem Maße von der Umformung betroffen, durch welche die übrigen Körperteile der Mosasaurier durchgreifend verändert wurden. Nur bei wenigen Gattungen sind die Neurapophysen und Hämapophysen der Wirbel vor dem Schwanzende stärker entwickelt, was auf den Besitz einer lanzettförmigen oder dreieckigen Terminalflosse schließen läßt (z. B. bei Clidastes, Fig. 270). Bei Tylosaurus war das Schwanzende ein wenig nach unten abgebogen (Fig. 268), ohne aber den hohen Grad der Abknickung wie bei Metriorhynchus, Geosaurus oder Ichthyosaurus zu erreichen (10).

Die Gliedmaßen sind bei den einzelnen

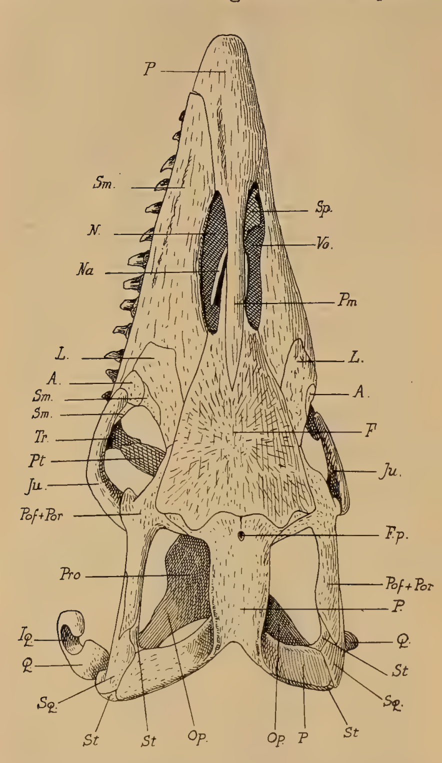


Fig. 260. Oberansicht eines etwas verdrückten Schädels von Tylosaurus dyspelor, Cope, aus der oberen Kreide (Niobrara Cretaceous) von Kansas, in $^{1}/_{10}$ der natürlichen Größe. Original im Museum der Universität Tübingen. Gesamtlänge des Skelettes 7,86 m. (Nach F. von Huene.)

A. = Adlacrymale. *F.* = die beiden miteinander verwachsenen Frontalia. *F. p.* = Foramen parietale. *I. q.* = Incisura quadrati (Einschnitt des Quadratums zur Aufnahme des Trommelfells). *Ju.* = Jugale. *L.* = Lacrymale. *N.* = Nasenöffnung. *Na.* = Nasale (rudimentär). *Op.* = Opisthoticum. *P.* = die beiden in der Mittellinie miteinander verwachsenen Parietalia. *Pm.* (vorderes Ende mit *P* bezeichnet) = die beiden miteinander verwachsenen Praemaxillaria. *Pof.* + *Por.* = Postfrontale, mit dem Postorbitale verwachsen. *Pro.* = Prooticum. *Pt.* = Pterygoid. *Q.* = Quadratum. *Sm.* = Supramaxillare. *Sp.* = Septomaxillare. *Sq.* = Squamosum. *St.* = Supratemporale. *Tr.* = Transversum. *Vo.* = Vomer.

Arten ziemlich verschieden gebaut; es geht aus dem Vergleiche der Flossen wie auch aus anderen Skelettmerkmalen hervor, daß innerhalb der Mosasaurier verschiedene Stammesreihen zu unterscheiden sind, deren Geschichte jedoch heute noch nicht vollkommen geklärt ist. Sicher gehört z. B. Mosasaurus (Fig. 261) einer ganz anderen Reihe als Tylosaurus, Clidastes (Fig. 262) oder Platecarpus (Fig. 263) an, da die Flossenspezialisation von Mosasaurus durchaus von der der genannten Gattungen abweicht.

Bei allen Mosasauriern ist die Vorderseite der Hand und des Fußes stärker ausgebildet als die Hinterseite, was besonders in der Verstärkung des Radius und der Tibia, aber auch in der Verstärkung des ersten Finger- und Zehenstrahls seinen Ausdruck findet. Bei den meisten Mosasauriern war die fünfte Zehe funktionell, bei Mosasaurus jedoch verkümmert, so daß nur noch ein Rest des fünften Metatarsale vorhanden ist. Sonst ist die fünfte Zehe, wie das besonders deutlich bei Platecarpus zu beobachten ist, nach hinten gerichtet, so daß ihre Achse mit der des vierten Zehenstrahls stark divergiert; diese Stellung muß zu einer Spreizung der Flossenhaut in ähnlicher Weise gedient haben, wie dies beim Dugong (Halicore) der Fall ist (Fig. 264).

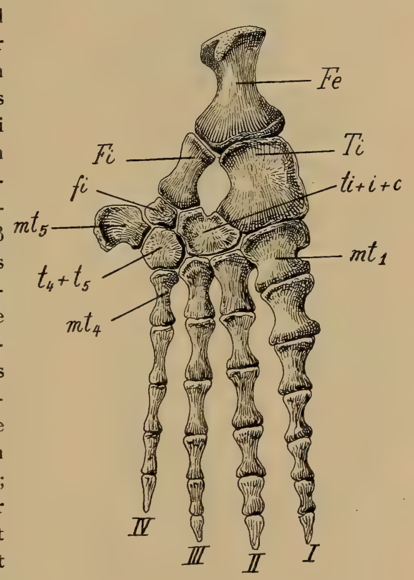


Fig. 261. Hinterflosse von Mosasaurus Lemonnieri, Dollo, aus der oberen Kreide Belgiens. Stark verkleinert. (Nach L. DOLLO.)

Fe = Femur. *Fi* = Fibula. *Ti* = Tibia. *fi* = Fibulare. *ti* = Tibiale. *i* = Intermedium. *c* = Centrale. $t_4 + t_5$ = Tarsale *IV* + *V*. mt_1 = Metatarsale *I*. mt_4 = Matatarsale *IV*. mt_5 = Metatarsale *V*.

Der Schädel war bei fast allen Formen mit sehr großen Fangzähnen bewehrt (Fig. 265). Eine Ausnahme bilden jedoch die Gattungen Plioplatecarpus aus dem Senon von Maestricht und Belgien, welche zur Cephalopodennahrung übergegangen zu sein scheint, und Globidens (Fig. 266) aus der obersten Kreide Hollands und Nordamerikas, bei welcher die Zähne halbkugelige, zur Verkleinerung hartschaliger Muscheln und anderer Meerestiere geeignete

Kronen besaßen. Die Mehrzahl der Mosasaurier hat jedoch wahrscheinlich Fische gejagt und die größten Formen haben wohl auch die Plesiosaurier angegriffen, die in der damaligen Zeit die Rolle der Robben unserer Tierwelt gespielt haben dürften. Daß unter diesen Meeresräubern heftige Kämpfe stattfanden, geht aus den verheilten Knochenbrüchen hervor, die zuweilen an ihnen beobachtet werden können. Ein Exemplar von Plioplatecarpus Marshi aus der obersten Kreide Belgiens (Nr. 1497 des Brüsseler Museums) weist mehrere gebrochene und wieder verheilte Rippen auf und ein Unterkiefer von Mosasaurus giganteus aus demselben Gebiete (Nr. 1559 des Brüsseler Museums) hat die rechte Unterkieferhälfte gebrochen und wieder verheilt. Diese verheilten Verletzungen erinnern an die oft zu beobachtenden Spuren von Kämpfen, die sich zwischen den lebenden Walen abspielen, wobei die Tiere, namentlich gelegentlich der Paarungskämpfe, schwere und mitunter auch tödliche Verletzungen erhalten können(11). Die Tiere kämpften wahrscheinlich nicht nur durch Bisse, sondern wohl hauptsächlich durch Schwanzschläge, wie ein angegriffenes Krokodil; in den Niobrarakalken sind häufig zerbrochene und unter Kallusbildung wiederverheilte Knochen anzutreffen, deren Zertrümmerung auf Schwanzschläge der wehrhaften Mosasaurier zurückzuführen sein dürfte (12).

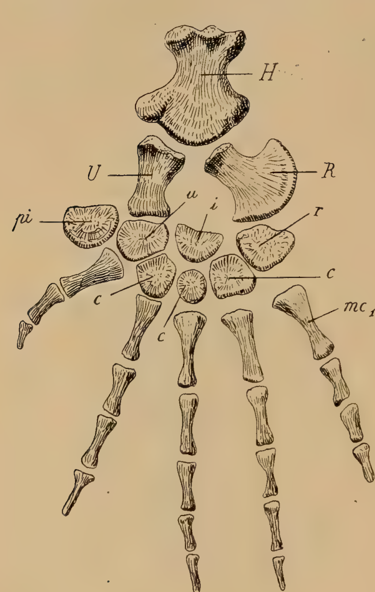


Fig. 262. Vorderflosse von Clidastes pumilus, Marsh, aus der oberen Kreide von Kansas. $^1/_2$ natürliche Größe.
H = Humerus,
R = Radius,
U = Ulna,
r = Radiale,
i = Intermedium,
u = Ulnare,
pi = Pisiforme,
c = Carpalia distalia,
mc_1 = Metacarpale I.
(Nach einem Gipsabgusse des Originals gezeichnet.)

Eine mit der Art der Nahrungsaufnahme zusammenhängende Eigentümlichkeit der Mosasaurier ist die Ausbildung eines sekundären Gelenkes in der Mitte des Unterkiefers (Fig. 267).

Bei den Schlangen ist eine Einrichtung vorhanden, die den Tieren das Verschlingen von sehr großen Beutetieren ermöglicht; die Schlundspalte kann enorm erweitert werden, was durch die Ausbiegung der Quadrata in seitlicher Richtung sowie durch die Dehnung des die beiden Unterkieferäste verbindenden elastischen Bandes bewirkt wird. Bei den Mosasauriern ist jedoch das Quadratum relativ



Fig. 263. Fig. 264.

Fig. 263: Hinterflosse, Fig. 264 Vorderflosse von Platecarpus abruptus, Marsh, aus der oberen Kreide (Niobrara Cretaceous) von Kansas. Stark verkleinert. (Nach photographischen Aufnahmen von S. W. WILLISTON.)

kurz, hat seine Funktion als Hebel zur Aufwärtsbiegung des vorderen Schädelteiles, die es bei den Lacertiliern hatte, durch seine Verkürzung eingebüßt, und der Schädel ist daher, wie es scheint, akinetisch geworden, d. h. der Vorderteil des Schädels konnte nicht mehr gegen den hinteren durch die Hebelwirkung des Quadratums emporgehoben werden. Ebenso verhinderte die Verkürzung des

Quadratums die seitliche Erweiterung der Mundspalte durch das Seitwärtsdrängen der Unterkieferäste, wie dies bei den Schlangen der Fall ist.



Fig. 265. Schädel von Platecarpus coryphaeus, aus der oberen Kreide (Niobrara Cretaceous) von Kansas. In der Sammlung der Universität des Staates Kansas. (Nach CH. H. STERNBERG.)

Die Möglichkeit, die Mundspalte trotz der Verkürzung der Quadratbeine zu erweitern, war also nur dadurch gegeben, daß sich ein queres Gelenk mitten im Unterkiefer bildete, das eine winkelige Abknickung der vorderen und hinteren Hälfte jedes Unterkieferastes gestattete (13).



Fig. 266. Unteransicht des Oberkieferfragmentes eines durophagen Mosasauriers, Globidens alabamaensis, Gilmore, aus der Oberkreide der Bogue-Chitto-Prärie in Perras und Dallas County, Alabama. — Original im U. S. Nat. Museum in Washington. — $^1/_2$ natürlicher Größe. (Nach CH. W. GILMORE.)

Der Unterkiefer der Mosasaurier besteht, wie dies bei allen Reptilien der Fall ist, nicht nur aus dem Dentale wie der Unterkiefer der Säugetiere, sondern überdies aus dem Operculare (= Spleniale),

Angulare, Supraangulare, Praearticulare, Complementare und dem Articulare. Das letztgenannte ist ein sogenannter „Knorpelknochen", d. h. es geht aus dem primären, knorpelig präformierten Schädelskelett hervor, während die übrigen Knochenelemente des Unterkiefers sogenannte „Belegknochen" darstellen.

Der Unterkieferast der Mosasaurier ist nun derart in zwei Hälften geteilt, daß das Dentale und Spleniale einerseits und das Angulare und Supraangulare andererseits zu zwei Stücken vereinigt sind, die in einem Gelenk zusammenstoßen. Das Complementare greift von hinten her, den Oberrand des Supraangulare dachreiterartig umfassend, so weit nach vorne, daß seine Vorderspitze noch an der Gelenkbildung teilnimmt. Nun nimmt aber außer den Hauptknochen (Dentale, Spleniale, Supraangulare, Angulare, Complementare) noch ein Knochen an der Gelenkbildung wesentlichen Anteil, nämlich das Praearticulare. Dieser Knochen bildet als langgestreckte, nach vorne spitz zulaufende Platte eine in der Längsachse des

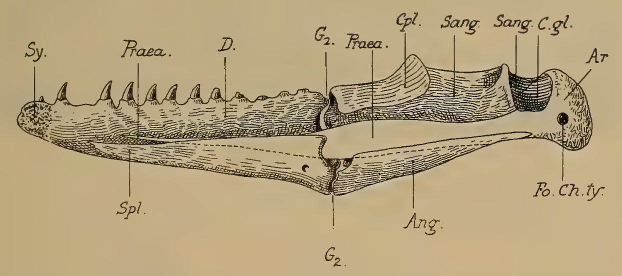


Fig. 267. Innenansicht des rechtsseitigen Unterkieferastes von Tylosaurus dyspelor, Cope, aus der oberen Kreide von Kansas. Die untere, teils vom Spleniale, teils vom Angulare verdeckte Grenzlinie des weiß gelassenen Praearticulare (Praea.) ist punktiert eingetragen. Das Praearticulare wirkt wie eine Feder beim Schließen der beiden Kieferabschnitte, wenn dieselben in dem Gelenk G_1—G_2 gegeneinander winkelig abgebogen sind, um das Verschlucken eines großen Bissens zu ermöglichen. Die Länge des Unterkiefers beträgt 1,12 m. (Nach F. von Huene.)

Ang. = Angulare. *Ar.* = Articulare. *C. gl.* = Gelenkfläche des Unterkiefers gegen den Schädel (Cavitas glenoidalis). *Cpl.* = Complementare. *D.* = Dentale. *Fo. Ch. ty.* = Foramen zum Eintritte der Chorda tympani. G_1—G_2 = Gelenkflächen des Transversalgelenkes. *Praea.* = Praearticulare. *Sang.* = Supraangulare. *Spl.* = Spleniale. *Sy.* = Symphyse des Unterkiefers.

Unterkiefers und an dessen Innenwand liegende Feder, die eine zu starke Ausbiegung der beiden Hälften jedes Unterkieferastes verhindert und außerdem eine Abbiegung nach oben oder unten unmöglich macht. Dadurch war es den Mosasauriern möglich, die Unterkieferäste in der Mitte abzubiegen, und zwar konnte die Erweiterung nur nach außen erfolgen. So war es ihnen möglich, selbst große Beutetiere unzerbissen zu verschlucken (Fig. 268) und ähnlich, wie es die Schlangen zu tun pflegen, langsam hinabzuwürgen.

Die Zähne der Mosasaurier bildeten daher im wesentlichen nur Fangapparate, dienten aber kaum dazu, die Beute zu zerkauen; sie

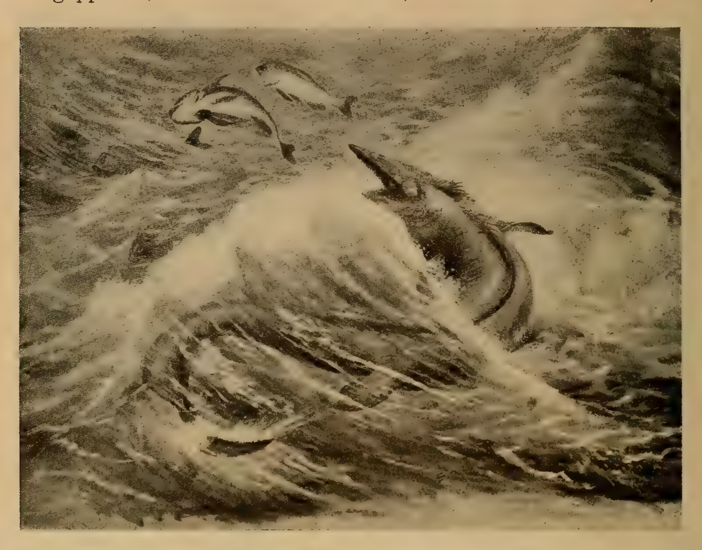


Fig. 268. Rekonstruktion des Lebensbildes von Tylosaurus dyspelor, aus der oberen Kreide (Niobrara Cretaceous) von Kansas. Nach einer unter der Leitung von H. F. Osborn entworfenen Zeichnung von Ch. R. Knight. (Nach H. F. OSBORN.)



Fig. 269. Zahnersatz bei einem nordamerikanischen Mosasaurier aus der Oberkreide von Monmouth County, New Jersey. $^2/_3$ der natürlichen Größe. (Nach J. LEIDY.)

wurde wohl ebenso unzerbissen hinabgeschluckt, wie es der furchtbarste Räuber unter den Walen, der Schwertwal (Orca gladiator) zu tun pflegt, der Seehunde (Phoca) oder Braunfische (Phocaena) unzerkaut hinabwürgt. Die Zähne der Mosasaurier waren fest in die Kieferknochen eingepflanzt und mit ihnen verwachsen; die Ersatzzähne entwickelten sich an der Innenseite der jeweils funktionierenden Zähne und traten ihren Dienst an, wenn ihre Vorgänger abgenützt oder abgebrochen waren (Fig. 266, 269).

Die Zahl der Wirbel war sehr groß (Fig. 259) und bewegte sich um 130, wobei die Unterschiede zwischen den ältesten Mosasauriern der Unterkreide und den jüngsten der Oberkreide ganz unbedeutend sind. Bei den ersteren umfaßt jedoch der Rumpfabschnitt nur 20, bei den letzteren aber 51 Wirbel; dies beweist wohl, daß das Becken mit den hinteren Gliedmaßen nach hinten verschoben ist und daß die Vermehrung der Rumpfwirbelzahl nicht durch Neueinschübe von Wirbeln zu erklären ist, weil die Gesamtzahl in allen Fällen fast genau dieselbe bleibt, nämlich 130. Die

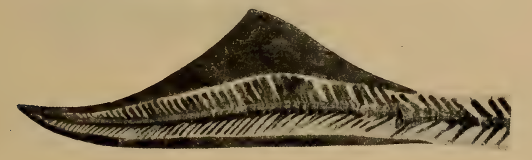


Fig. 270. Rekonstruktion der Schwanzflosse von Clidastes Sternbergi, Wiman, aus der Oberkreide von Logan Co., Kansas. (Nach C. WIMAN, 1920.)

Verlegung der Hinterflossen nach hinten ist wohl nur auf Rechnung der Funktion derselben als Ruder und Steuerapparate zu setzen, die an diesen Stellen aus mechanischen Gründen viel wirksamer funktionieren können.

Der Riese unter den Mosasauriern war die Gattung Mosasaurus, die in einzelnen Arten eine Länge von über 12 m, vielleicht auch mehr, erreicht haben dürfte. Sie ist bisher in den Niobraraschichten noch nicht gefunden worden; hier sind bis jetzt nur drei Gattungen in mehreren Arten nachgewiesen, Clidastes, Platecarpus und Tylosaurus. Unter diesen ist Tylosaurus die größte Type; sie erreichte 8,5 m Körperlänge. Guterhaltene Exemplare sind von Tylosaurus dyspelor und T. proriger bekannt.

Die zweite Gattung, Platecarpus (Fig. 259) erreichte 5,6 m Körperlänge; sie unterscheidet sich durch eine Reihe wesentlicher morphologischer Merkmale von den beiden anderen Gattungen der Niobrarakreide von Kansas, wie durch den gedrungenen Rumpf, der nur etwa 30 präsakrale Wirbel umfaßt (bei Tylosaurus ebensoviel, bei

Clidastes aber etwa 43), das rudimentäre Zygosphen (bei Tylosaurus fehlt diese sekundäre, mediane Gelenkverbindung der Wirbel vollständig, bei Clidastes ist sie wohlentwickelt), den Bau der Flossen,



Fig. 271. Rekonstruktion von Elasmosaurus Snowi, Williston, dem langhalsigsten der bisher bekannten Plesiosaurier. — Niobrara Cretaceous (Oberkreide) von Kansas. (Originalskizze.)



Fig. 272. Rekonstruktion des Lebensbildes von Elasmosaurus platyurus, Cope, aus der oberen Kreide (Niobrara Cretaceous) von Kansas. Nach einer unter der Leitung von H. F. Osborn entworfenen Zeichnung von Ch. R. Knight. (Nach H. F. Osborn.)

die großen, locker gelenkenden Hämapophysen (ebenso bei Tylosaurus, aber bei Clidastes mit den Schwanzwirbeln fest verwachsen), die Zahl und Form der Zähne, das Längenverhältnis des Schädels zum Körper usw. Die äußere Körpergestalt der verschiedenen Arten und Gattungen der Mosasaurier des Niobraramееres ist daher zwar in den Grundzügen sehr ähnlich, in den Einzelheiten aber ziemlich verschieden gewesen, so wie ja auch die Wale in ihren Körperformen einen einheitlichen Typus zeigen, aber doch innerhalb des Kreises der Mystacoceten und der Squaloceten sowie der Delphinoceten Unterschiede in der Körpergestalt aufweisen.



Fig. 273. Hinterflosse von Elasmosaurus ischiadicus, Williston, aus der oberen Kreide (Niobrara Cretaceous) von Kansas, stark verkleinert. Original im Yale Museum in New Haven, Conn. (Nach S. W. WILLISTON.)

Unter den Plesiosauriern des Niobrarameeres bestanden dagegen in der Körperform viel auffallendere Gegensätze als bei den Mosasauriern.

Unter ihnen ist Elasmosaurus (Fig. 272) die merkwürdigste Form; kein anderer Plesiosaurier hat einen so langen Hals wie die Arten dieser Gattung besessen (14). Seine Verwandten und Zeitgenossen

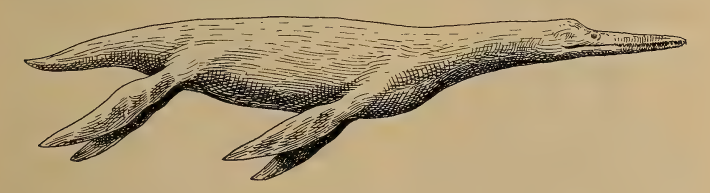


Fig. 274. Rekonstruktion des Lebensbildes von Trinacromerum (Dolichorhynchops) Osborni, Williston, aus der Oberkreide (Niobrara Cretaceous) von Kansas. (Originalskizze.)

Polycotylus und Trinacromerum (15) (Fig. 274, 275) unterschieden sich von Elasmosaurus nicht nur durch die viel geringere Halslänge, sondern auch durch die ganz verschiedenen Schädelformen.

Elasmosaurus hatte einen verhältnismäßig kurzen Schädel mit kurzer Unterkiefersymphyse, der auf einem enorm verlängerten Halse mit 76 Wirbeln saß. Die Länge der Halswirbel steigt vom 1.—58. Wirbel an und nimmt dann wieder gegen die Brustwirbel

allmählich ab, die ungefähr gleiche Länge besitzen. Die Coracoide sind nicht in einen vorderen Fortsatz verlängert wie bei Polycotylus.

Ein Exemplar von Elasmosaurus platyurus, Cope, dürfte zu den größten bekannten Plesiosauriern gehören. Die Gesamtlänge ist nach S. W. WILLISTON (14) auf etwa 13 m (genauer 12,80 m) zu veranschlagen, wobei fast 7 m auf den Hals, 0,60 m auf den Sehädel, 2,40 m auf den Schwanz und der Rest, 2,80 m, auf den Rumpf entfallen. Elasmosaurus ist der langhalsigste Plesiosaurier, der bis jetzt bekannt geworden ist und seine Rekonstruktion gibt ein sehr merkwürdiges Bild (Fig. 271 und 272).

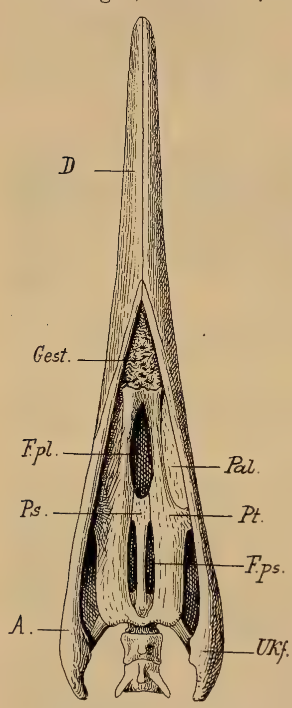


Fig. 275. Unterseite des Schädels und Unterkiefers von Trinacromerum bentonianum, Cragin, aus der mittleren Kreide (Upper Benton Cretaceous) von Kansas. — $^1/_9$ der natürlichen Größe. (Nach S. W. WILLISTON, zum Teil abgeändert.) *D.* = Dentale, *Gest.* = Gesteinsrest, *F.pl.* = Palatinalforamen, *Pal.* = Palatinum, *Ps.* = Parasphenoid, *Pt.* = Pterygoid, *F.ps.* = Fenestra parasphenoidalis, *A.* = Angulare, *Ukf.* = Unterkiefer.

Dagegen fällt der Schädel von Polycotylus schon bei oberflächlicher Betrachtung durch die bedeutende Schnauzenlänge auf; der Hals dieser Gattung ist sehr kurz und die Zahl der Halswirbel, die untereinander eine ungefähr gleiche, sehr geringe Länge besitzen, beträgt nur 26. Der Bau des Schultergürtels, namentlich die Form der Coracoide, die von einem Foramen durchbohrt sind und einen vorderen, langen Fortsatz besitzen, der bis zur Scapula reicht, ist von der bei Elasmosaurus sehr verschieden; während bei Elasmosaurus die Ischia sehr kurz sind, erscheinen sie bei Polycotylus stark in die Länge gezogen. Dazu kommen noch die Unterschiede in der Form der Flossen, die bei Elasmosaurus (Fig. 273) bedeutend länger sind als bei Polycotylus.

Diese beiden Plesiosauriertypen sind also außerordentlich voneinander verschieden und zwar müssen diese Gegensätze auch im allgemeinen Habitus sehr stark ausgeprägt gewesen sein.

Aus der verschiedenen Schnauzenform sowie aus der verschiedenen Halslänge dürfen wir mit Sicherheit auf eine verschiedene Nahrungsweise dieser beiden Typen schließen. Elasmosaurus ist

wahrscheinlich ein Fischjäger gewesen, der sich aber außerdem von Cephalopoden und anderen Mollusken ernährte, während die kurzhalsigen und langschnauzigen Plesiosaurier wahrscheinlich vorwiegend von benthonischen Tieren lebten, die sie mit ihren langen Kiefern vom Boden loslösten. Der Besitz einer langen Unterkiefersymphyse spricht ebenso wie bei den langsymphysigen Schildkröten (z. B. Lytoloma) für eine Muschelnahrung. In der Magengegend eines Plesiosauriers aus der Niobrarakreide von Kansas hat B. BROWN (16) Reste von Fischen, Pterosauriern und Cephalopoden gefunden; die Pteranodonknochen waren in kleine Stücke zerbissen, ebenso wie die Gehäuse der Ammonitengattung Scaphites, die sich im Mageninhalt nachweisen ließen. Sowohl bei Elasmosaurus als auch bei Polycotylus und Trinacromerum sind zu wiederholten Malen sogenannte Gastrolithen gefunden worden, wie aus den Mitteilungen von

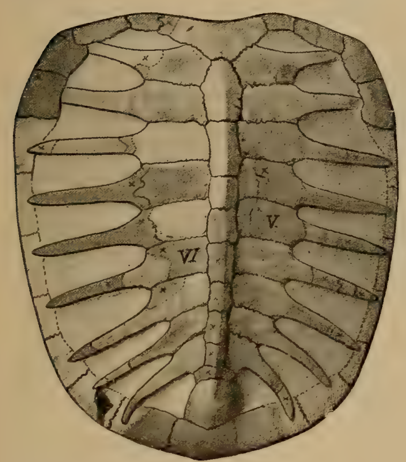


Fig. 276. Rückenschild von Protostega Copei, Wieland, aus dem Niobrarakalk von Gove County, Kansas (Oberkreide), gefunden 1905 von Ch. H. Sternberg. Ungefähr $^1/_{10}$ der natürlichen Größe. (Nach G. R. WIELAND.)

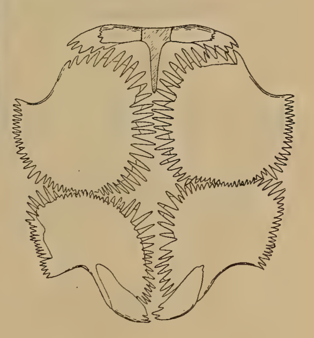


Fig. 277. Bauchpanzer von Protostega Copei, Wieland, aus der Niobrarakreide von Kansas (vgl. Fig. 276). Stark verkleinert: etwa $^1/_{14}$ der natürlichen Größe. (Nach G. R. WIELAND.)

S. W. WILLISTON (17) und B. BROWN (18) hervorgeht; die ersten Beobachtungen dieser Art danken wir B. F. MUDGE. Ebenso habe ich vor mehreren Jahren in der Leibeshöhle eines britischen Juraplesiosauriers im Britischen Museum in London Gastrolithen beobachtet. Daraus konnte ich schon in meiner „Paläobiologie der Wirbeltiere" den Schluß ziehen, daß die Plesiosaurier eine Lebensweise geführt haben müssen, die jener der Robben sehr ähnlich gewesen sein muß. Der Unterschied in der Ernährungsweise der langschnauzigen, kurzhalsigen und der kurzschnauzigen, langhalsigen

Typen hat aber wohl darin bestanden, daß die ersteren hauptsächlich nach freischwimmenden, die letzteren hauptsächlich nach bodenbewohnenden Tieren jagten. Auch die Robben nehmen häufig vom Meeresboden Gerölle auf, die in ihrem Magen liegen bleiben wie die Gastrolithen der Vögel, Krokodile und Eidechsen.

Dem langschnauzigen, kurzhalsigen Polycotylus schließt sich die Gattung Trinacromerum (Fig. 274, 275) auf das engste an. Die Unterschiede zwischen diesen Gattungen sind, wie S. W. WILLISTON dargelegt hat, nur ganz untergeordneter Natur. Daß eine Anzahl verschiedener Arten in den reichen Jagdgründen des seichten Austernmeeres der Niobrarazeit lebte, kann bei dem Überfluß an Nahrung nicht verwunderlich sein; ebenso ist aber auch durch die Anwesenheit zahlreicher Plesiosaurier, die einen wichtigen Teil der Jagdbeute der gewaltigen Mosasaurier gebildet haben dürften, deren große Zahl in den Niobraraschichten leicht verständlich.

Die Hauptnahrung der verschiedenen kleineren und größeren Räuber, wie der großen Mosasaurier und der großen, bis 13 m Länge erreichenden Elasmosaurier sowie der Meeresschildkröten und der Pteranodonten werden wohl die zahlreichen Fische gebildet haben. Schon 1875 hat E. D. COPE (2) nicht weniger als 48 verschiedene Arten von Fischen unterschieden, die im Niobrarameere lebten; unter ihnen waren neben den gewaltigen, bodenbewohnenden Elasmobranchiern wie Ptychodus (ein rochenartiger Muschelfresser), den verschiedenen Haien der Gattungen Galeocerdo, Oxyrhina und Lamna auch riesige Knochenfische vertreten, unter denen besonders Portheus molossus eine bedeutende Größe erreichte; ein von Ch. H. STERNBERG (3) beim Robinsons Ranch in Logan County ausgegrabenes Exemplar, das 1901 vom American Museum of Natural History in New York erworben wurde (19), mißt über 5 m Körperlänge. Portheus molossus ist ein Vertreter der erloschenen Knochenfischfamilie der Ichthyodectidae. Die zahlreichen Reste anderer Gattungen, die sich auf viele Arten verteilen, beweisen, daß die Niobrarasee ein außerordentlich fischreiches Meer gewesen sein muß.

So fanden denn auch die zahlreichen Hochseeschildkröten, die in diesem Meere lebten, reiche Nahrung. Unter ihnen sind die in prächtigen Exemplaren gefundenen Arten der Gattungen Protostega (Fig. 276, 277) und Toxochelys (Fig. 278, 279, 280) die wichtigsten (20).

Die Meeresschildkröten der Niobrarazeit sind für die Ermittlung der Stammesgeschichte der Seeschildkröten von großer Wichtigkeit. Sie stellen Übergangsstufen zwischen den primitiveren Meeresschildkröten der Juraformation und der Unterkreide einerseits und den tertiären und quartären Typen anderseits dar.

Die Seeschildkröten stammen, wie wir heute wissen, in letzter Linie von Landschildkröten der Triaszeit ab. Diese Typen besaßen noch einen allseits geschlossenen Rückenpanzer oder Karapax und einen gleichfalls aus enge aneinanderschließenden Knochenplatten (dem Entoplastron und Xiphiplastron sowie den paarigen Hyoplastra und Hypoplastra) gebildeten Bauchpanzer oder Plastron; dieser dorsale und ventrale Knochenpanzer war, wie dies ja bei fast allen lebenden Schildkröten der Fall ist, mit hornigen, großen Platten, den Hornschildern oder Skuten, überdeckt. Der Karapax war bei den ältesten Landschildkröten hoch gewölbt, so wie auch heute noch z. B. bei der Gattung Testudo. Der Schädel wies eine durch Erweiterung der paarigen Hinterhauptsfenster nach vorne entstandene große Schläfengrube auf, welche bei der ältesten bekannten Schildkröte, Triassochelys dux aus der oberen Trias von Halberstadt, noch mit dem für die primitiven Reptilien bezeichnenden Knochendach allseitig verschlossen ist (21).

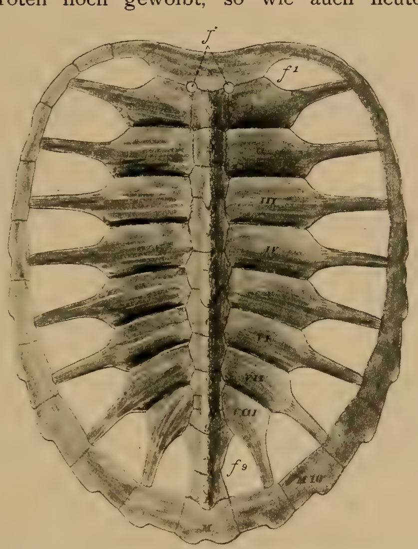


Fig. 278. Rückenschild von Toxochelys Bauri, Wieland, aus der Niobrara-Kreide von Kansas, in etwa $^1/_6$ der natürlichen Größe. (Nach G. R. WIELAND.)

Beim Übergang zur sumpfbewohnenden Lebensweise und der Ausdehnung des Lebensgebietes der Schildkröten auf die Flüsse und Mündungsgebiete der großen Ströme traten zunächst in der allgemeinen Form der Schale Veränderungen ein; sie wurde flacher und erhielt statt der mehr halbkugeligen Form des Rückenschildes eine Gestalt, die sich der flachen Schildform mehr und mehr nähert. Die ursprünglich zum Graben bestimmten Gliedmaßen der Landschildkröten wurden allmählich zu Schwimmfüßen ausgebildet. Das ist eine Entwicklungsstufe, wie sie noch heute durch die Gattungen Emys, Clemmys usw. bezeichnet wird.

Als jedoch diese zu Sumpftieren und Ästuarienbewohnern gewordenen Schildkröten ihr Lebensgebiet auch auf das offene Meer

auszudehnen begannen, stellten sich noch weitere Veränderungen des Körperbaues und der Körperformen ein. Der Rückenschild nahm mehr und mehr einen herzförmigen Umriß an und es trat eine Gewichtsverminderung des Rücken- und Bauchpanzers ein, indem sich Fontanellen zwischen den Rippenplatten und Randplatten sowie im Zentrum des Plastrons (Fig. 279) bildeten. Zuerst waren die Fontanellen klein, wie dies z. B. die oberjurassische Thalassemys zeigt; schon in der Unterkreide wurden die Lücken zwischen den Rippenplatten, von außen nach innen, also vom Schildrande gegen die Mitte des Karapax vorschreitend, größer und größer. Ein bereits sehr vorgeschrittenes Reduktionsstadium der Verknöcherung zeigt die Niobraraschildkröte Toxochelys Bauri; einen noch höheren Grad erreicht die Reduktion der Rückenpanzerplatten und des Plastrons bei der zweiten Type aus der Niobrarakreide, Protostega gigas und den verwandten Arten derselben Gattung. Sehr bezeichnend ist die Reduktionsform der Platten des Plastrons. Bei den Formen, deren Plastron noch nicht sehr weit reduziert worden ist, sind die Ränder der einzelnen Skelettelemente des Plastrons, also vor allem die Ränder der Hyoplastra und der Hypoplastra, glatt, hingegen sind die Ränder derselben Knochenplatten bei der Gattung Protostega und ebenso bei der Gattung Archelon (Fig. 281, 282) aus den Fort-Pierre-Schichten, die über den Niobraraschichten liegen, stark ausgezackt (22). Es scheint übrigens, als ob diese beiden Reduktionsformen der Platten des Plastrons zwei verschiedene Wege der Reduktion des Plastrons bezeichnen würden, so daß daraus hervorgehen würde, daß die beiden Typen mit in verschiedener Weise reduzierten Plastronplatten zwei verschiedenen Entwicklungslinien der Meeresschildkröten angehören. Sehr wichtig ist das Verhalten

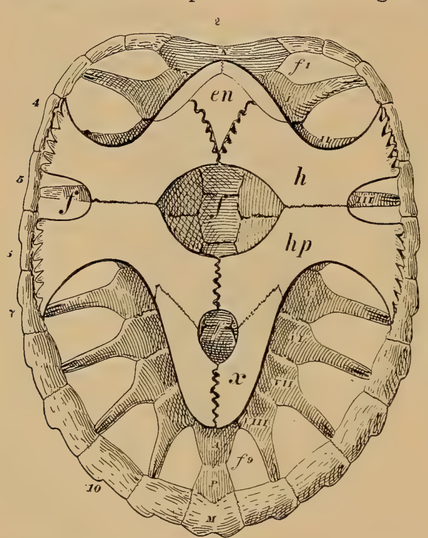


Fig. 279. Bauchschild von Toxochelys Bauri, Wieland, aus der Niobrara-Kreide von Kansas, in etwa $^1/_6$ der natürlichen Größe. (Nach G. R. WIELAND.)

der Schläfenregion. Ursprünglich war, wie wir früher hervorgehoben haben, der Schädel der Schildkröten allseitig geschlossen wie der Schädel der primitiven Reptilien überhaupt, der sich in dieser Hinsicht nicht von dem primitiven Schädelbau der Stegocephalen, von denen ja die Reptilien abgeleitet werden müssen, unterschied. Dann trat bei den Landschildkröten ein Durchbruch des Schädeldaches dadurch ein, daß das beiderseitige, schon bei Triassochelys dux aus der oberen Trias von Halberstadt zu beobachtende Hinterhauptsfenster sich nach vorne erweiterte und so zu einer Schläfengrube wurde, die aber auf eine ganz andere Weise entstanden ist als z. B. die Schläfengruben der Krokodile, Eidechsen, Rhynchocephalen usw. Die Schläfengruben der Schildkröten schließen sich aber später wieder infolge der Ausbildung von sekundären Verbreiterungen der seitlichen Schädeldachplatten, wie dies z. B. bei

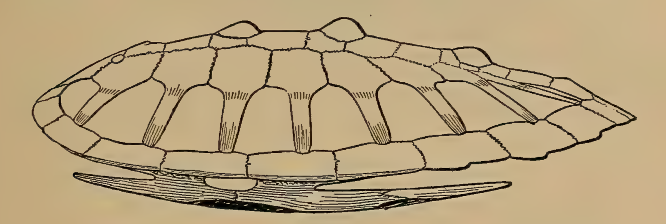


Fig. 280. Rückenschild (Karapax) und Bauchschild (Plastron) von Toxochelys Bauri, Wieland, aus der oberen Kreide von Gove County (Kansas), von der Seite gesehen. Länge etwa 53 cm. (Nach G. R. WIELAND.) Die drei Buckel auf dem Rückenpanzer (in der Mittellinie) sind „epithekalen“ Ursprungs, d. h. sie gehören ihrer Entstehung nach einer höheren Schichte der Lederhaut an, während die übrigen Knochenschilder des Rücken- und Bauchschildes „thekalen“ Ursprungs sind, d. h. einer tieferen Lederhautschichte entstammen.

der lebenden Gattung Chelonia zu sehen ist. Dieser sekundäre Verschluß der Schläfengruben ist offenbar eine Folge der Lebensweise, und zwar scheint er mit der veränderten Ausbildung der Schädelmuskulatur im Zusammenhang zu stehen. Bei den Niobraraschildkröten ist das Verhalten der Schläfengruben noch als primitiv zu bezeichnen, da ihr Verschluß noch nicht beendet ist, obschon sich deutlich eine sekundäre Überwölbung erkennen läßt, die aber noch nicht zu einem vollständigen Verschlusse geführt hat (Fig. 283).

Nach den Untersuchungen von G. R. WIELAND (20, 22) ist es wahrscheinlich, daß die Niobraragattung Toxochelys einem anderen Stamme der Cheloniidea angehört als die Gattungen Protostega und Archelon. Mit Toxochelys scheinen die gleichfalls aus der Niobrarakreide bekannt gewordenen Gattungen Porthochelys und Cynocercus (?) eine geschlossene Gruppe zu bilden. Archelon und Proto-

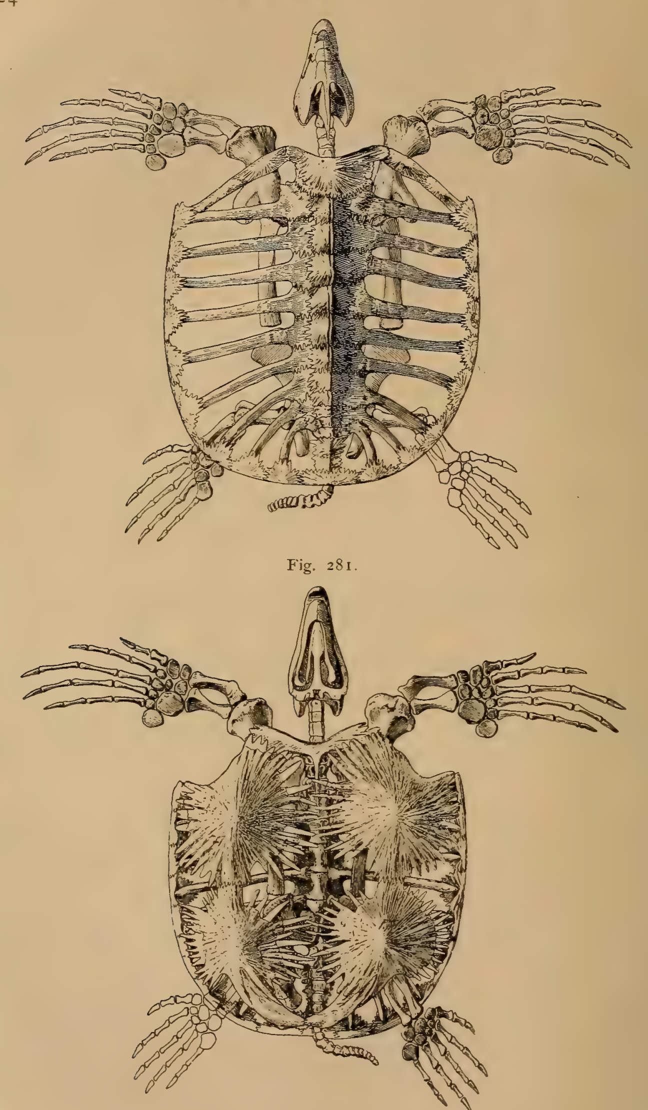


Fig. 281.

Fig. 282.

Fig. 281 Oberansicht, Fig. 282 Unteransicht des Skelettes von Archelon ischyros, Wiel., aus der oberen Kreide (Pierre Cretaceous) des South Fork-Tales des Cheyenne River, Nordamerika. — Gesamtlänge des Skelettes 3,40 m. $^{1}/_{36}$ der natürlichen Größe. (Nach G. R. Wieland.)

stega dürften dagegen mit der aus der oberen Kreide Oberitaliens bekannt gewordenen Gattung Protosphargis einem vom Toxochelysstamme getrennten Stamme angehören, der aber ebenso wie der

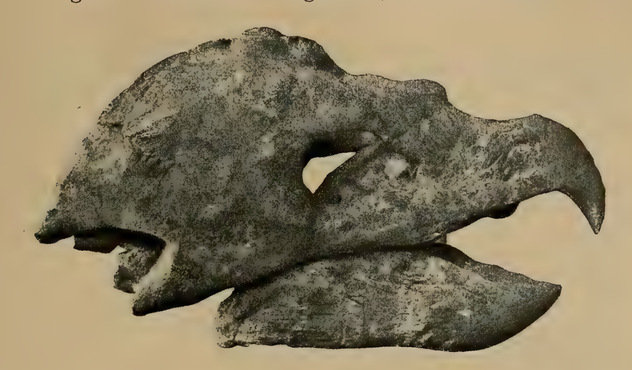


Fig. 283. Schädel von Archelon ischyros, Wieland, aus der oberen Kreide (Fort-Pierre-Cretaceous) von Süddakota. Der Schädel, der 1897 entdeckt wurde, erreicht eine Länge von 1 m und die Gesamtlänge dieses Tieres ist mit etwa 4,25 m zu veranschlagen Archelon erscheint daher als eine der größten Schildkrötenarten, die bisher bekannt sind (Nach G. R. Wieland.)

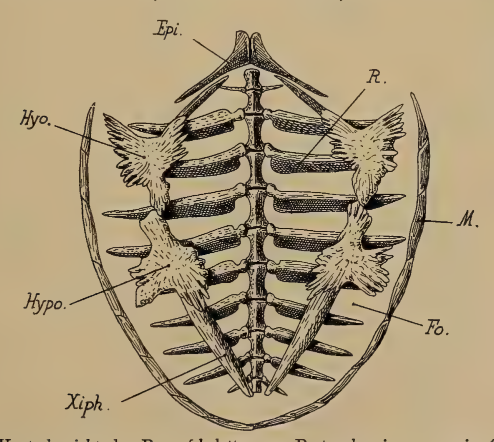


Fig. 284. Ventralansicht des Rumpfskelettes von Protosphargis veronensis, Capellini, aus der oberen Kreide von Verona, Oberitalien. (Rekonstruktion auf Grundlage der von G. Capellini mitgeteilten Abbildungen). $^1/_{16}$ der natürlichen Größe.
R. = Rippen. *M.* = Marginalia (Randplatten). *Epi.* = Entoplastron. *Hyo.* = Hyoplastron. *Hypo.* = Hypoplastron. *Xiph.* = Xiphiplastron. *Fo.* = Fontanellen zwischen den Rippen, die bis zu den Wirbeln reichen, während sie bei Archelon (Fig. 281) nicht so tief eingreifen.

Stamm der durch Toxochelys bezeichneten Gruppe der Familie der Cheloniiden einzureihen ist. Bei der erwähnten Gattung Proto-

sphargis, die durch P. veronensis der Oberkreide von Verona vertreten wird (Fig. 284), ist die Reduktion des Rückenpanzers und des Bauchpanzers schon sehr weit vorgeschritten, so daß die Kostalplatten überhaupt in ihrer ganzen Länge getrennt sind.

Die Nahrung dieser Schildkröten, die wohl dieselbe oder eine sehr ähnliche Lebensweise wie die lebenden Seeschildkröten geführt haben dürften, hat vermutlich in der Hauptsache aus Fischen bestanden. Bei dem außerordentlichen Reichtum des flachen Austernmeeres der Niobrarasee an Fischen ist daher wohl auch der Reichtum der Niobrarakalke an Seeschildkröten verständlich. Sie werden aber wahrscheinlich ebenso wie die lebenden Seeschildkröten gelegentlich von Muscheln gelebt haben, wenngleich die kurze Unter-

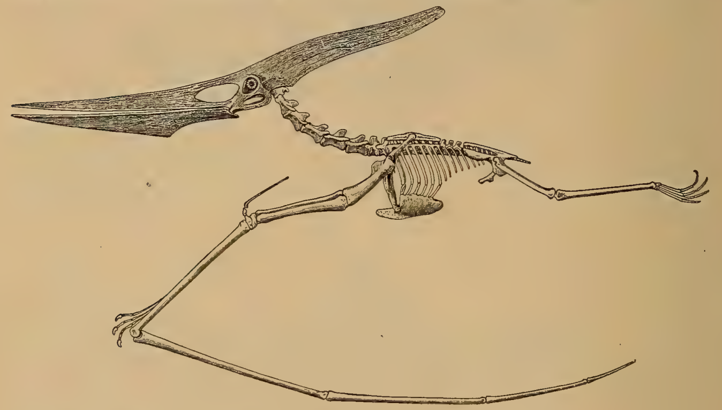


Fig. 285. Rekonstruktion des Skelettes von Pteranodon ingens, Marsh, aus der oberen Kreide (Niobrara Cretaceous) von Kansas. Die Spannweite der Flügel beträgt über 8 m. (Nach G. F. Eaton.)

kiefersymphyse dafür spricht, daß die Muscheln nicht die ausschließliche Nahrung dieser Hochseeschildkröten gebildet haben dürften; bei ausschließlich durophager Nahrung tritt, wie wir wissen, eine Symphysenverlängerung ein, wie wir sie bei der Gattung Lytoloma aus dem Eozän beobachten können. Es waren zum Teile gewaltige Formen, die das Niobrarameer bevölkerten, wenn auch die von Protostega abstammende, jüngere Gattung Archelon die Niobraraschildkröten an Größe noch übertraf; der Schädel von Archelon ischyros (Fig. 283) erreichte eine Länge von über 1 m, und die Gesamtlänge dürfte etwa 4,25 m betragen haben.

Über den Wogen des Meeres, in dem die Schildkröten, Plesiosaurier und Mosasaurier nach Fischen jagten, schwebten die größten Flugtiere aller Zeiten, die Pteranodonten (Fig. 285, 286).

Die Pteranodonten (4) gehören zu den merkwürdigsten Reptilien der Vorzeit der Erde, von denen wir Kenntnis besitzen. Es waren Tiere, die eine Flugweite von über 8 m erreichten und die, wie aus

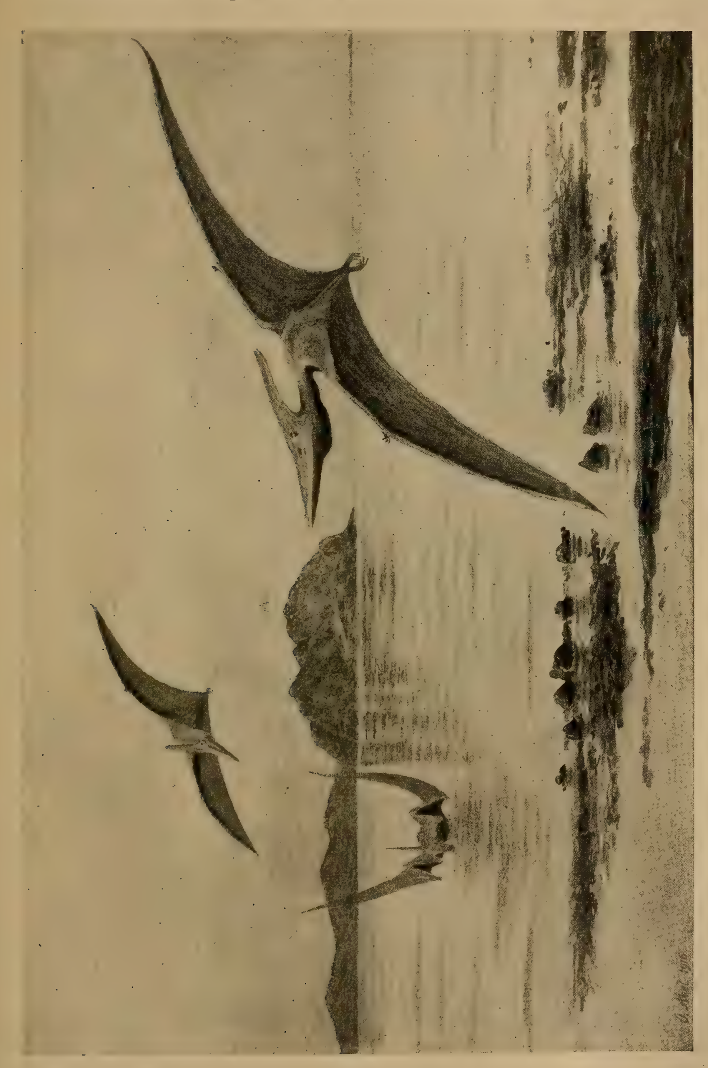


Fig. 286. Rekonstruktion des Lebensbildes von Pteranodon ingens, Marsh, aus der Oberkreide (Niobrara Cretaceous) von Kansas. Nach einem Aquarell von O. ABEL (1916).

allen Merkmalen ihrer Organisation hervorgeht, ausschließlich die Hochsee bewohnt haben müssen.

Seitdem MARSH die ersten Reste dieser merkwürdigen Flugreptilien aus den Niobrarakalken im Jahre 1872 beschrieb, ist unsere Kenntnis von dem Skelettbaue und dem Aussehen dieser Formen sehr wesentlich erweitert worden (Fig. 286). Wir wissen heute, daß sie einen enormen Schädel besaßen, der hinten in einen langen, sehr zarten und dünnen Knochenkamm auslief, daß die Kiefer vollständig zahnlos gewesen sind, und daß die stark verlängerte und spitz zu-



Fig. 287. Skelett von Hesperornis regalis, Marsh, aus der oberen Kreide von Kansas, gefunden von CH. M. STERNBERG. (Nach CH. H. STERNBERG.)

laufende Schnauze zum Fange von Fischen und Weichtieren der Hochsee vorzüglich geeignet gewesen sein muß. Vielleicht hat auch Pteranodon verschiedene Meeresvögel, welche die Niobrarasee bevölkerten, wie Ichthyornis und Hesperornis, erjagt, aber die Hauptnahrung hat doch wohl aus Fischen bestanden, auf die Pteranodon ebenso Jagd machte wie der einzige lebende Vogel, der sich in den allgemeinen Lebensgewohnheiten mit Pteranodon vergleichen läßt, nämlich der Albatros (Diomedea). Der Albatros bewohnt aus-

schließlich die Meere der südlichen Halbkugel, wo er auf der Oberfläche des Meeres nach Weichtieren, Fischen und anderen Organismen jagt, aber auch Aas nicht verschmäht. Er übertrifft mit 4,25 m im Maximum die Flügelspannweite des Kondors (2,75 m) bedeutend und ist das größte Flugtier der Gegenwart.

So wie der Albatros (23), der sich, ohne Flügelschläge auszuführen, trotzdem mit großer Schnelligkeit durch die Lüfte bewegt, ist auch Pteranodon nicht mehr als ein aktiver, sondern als ein passiver Flieger, und zwar als ein „Gleitflieger", zu betrachten. Er ist der Nachkomme der kleineren Pterodactylen der Juraformation, die sich, wie aus ihrem Flügelbaue hervorgeht, noch flatternd fortbewegt haben; aber die Größenzunahme des Körpers hat es wohl mit sich gebracht, daß das aktive Flugvermögen mehr und mehr einem passiven Segelfluge Platz machte und schließlich ganz verloren ging. Die Beschaffenheit des Sternums spricht mit Entschiedenheit für die Aufgabe des aktiven und die Erwerbung des passiven Fluges; wie beim Albatros das Brustbein auffallend klein und der zum Ansatze der Flügelmuskeln dienende Brustbeinkiel rudimentär geworden ist, so ist auch bei Pteranodon, worauf S. W. WILLISTON und F. A. LUCAS hingewiesen haben, der Brustbeinkiel verkümmert und kann daher nicht mehr zum Ansatze von Flügelmuskeln gedient haben, die den riesigen Körper durch aktive Schläge hätten weiterbewegen können. Wenn wir das Brustbein des Albatros mit dem einer Taube oder eines Rebhuhns oder eines Kolibris, also mit Formen vergleichen, die eine wohl ausgebildete Flügelmuskulatur besitzen, so fällt die Reduktion des Brustbeinkieles sehr stark in die Augen und das Gleiche ist auch bei Pteranodon im Vergleiche mit den älteren Pterodactylen der Fall.

Der Schwanz hat bei Pteranodon keine Rolle bei der Flugbewegung gespielt, wie dies bei den langschwänzigen Rhamphorhynchoidea der oberen Jurazeit und ebenso auch bei den Vertretern desselben Stammes in der Liaszeit der Fall gewesen ist. Hier ist der Schwanz hochgradig verkümmert und nur die Hauptduplikatur, die sich am enorm verlängerten vierten Finger ausspannte und hinten durch die gestreckt gehaltenen, enge aneinander schließenden Füße gespreizt und gespannt wurde, hat das Fliegen ermöglicht. Dagegen hat der lange Schädelkamm von Pteranodon, der keine Muskulatur trug, sondern nur von Haut überzogen gewesen sein kann, als ein Seiten- und Höhensteuer funktioniert.

Betrachten wir das Skelett von Pteranodon, wie es sich uns nach den letzten eingehenden Untersuchungen von G. F. EATON (4) darstellt, so fällt uns vor allem die relative Kleinheit des eigentlichen Rumpfes auf. Der enorme Schädel sitzt einem sehr starken, langen

Halse auf, dem sich der gleichfalls sehr kräftig ausgebildete Flugapparat der Hand anschließt. Dieser Flugapparat steht durch das Schulterblatt mit den verschmolzenen Rückenwirbeln in fester Gelenkverbindung; das Schulterblatt greift in eine schüsselförmige Gelenkgrube an den Seiten der verschmolzenen Neurapophysen der Rückenwirbel, des Notarium, ein und bildet so ein „Schulterbecken". Am Schulterblatte lenkt ein kurzer, aber sehr kräftiger Oberarmknochen ein, an dem die gleichfalls kräftigen Unterarmknochen gelenken. Von der Handwurzel entspringt ein griffelförmiger Fortsatz nach vorne, der gegen den Hals gerichtet ist und der die Aufgabe hatte, den vorderen Teil der Flughaut zu spannen, die sich zwischen der Vorderseite des Armes und dem Halse ausspannte, und die somit dem Propatagium der Fallschirmsäugetiere entspricht. An die Handwurzel schließen sich die Mittelhandknochen oder Metacarpalia an, und zwar sind die der drei vorderen Finger sehr zart und erscheinen als sehr dünne Knochenstäbe, die sich enge an das vierte Metacarpale anlegen, welches dem Flugfinger, das ist dem vierten Finger, angehört. Die drei vorderen Finger enden in krallentragenden Phalangen; ob diese Krallen noch die Fähigkeit hatten, das Tier bei seinem Aufenthalt auf dem Lande an Felsen oder an Baumstämmen festzuhalten, so wie dies aller Wahrscheinlichkeit nach bei den Pterodactylen der Juraformation noch der Fall war und bei den lebenden Fledermäusen durch die Daumenkralle geschieht, erscheint mir nach neueren Untersuchungen (24) zweifelhaft. Daß jedoch Pteranodon imstande war, sich auf dem festen Lande gehend fortzubewegen, möchte ich aus dem Grunde für unmöglich halten, weil die Füße viel zu schwach gewesen sind, um einen so großen und relativ schweren Körper zu tragen. Gleichwohl werden wir annehmen müssen, daß Pteranodon seine Eier auf dem Lande ablegte und sich zu diesem Zwecke wenigstens zuweilen auf dem Lande aufgehalten haben muß, wenn wir auch nicht daran denken dürfen, daß die Eier bebrütet worden sind. Wahrscheinlich fand die Eierablage auf Sandbänken in seichteren Teilen des flachen Niobrarameeres statt.

Die Kleinheit des Rumpfes und der Leibeshöhle im Vergleiche zu den riesigen Dimensionen des Schädels, Halses und des Flugfingers scheint dafür zu sprechen, daß Pteranodon eine Einrichtung besaß, die ihm, vielleicht im Kehlsacke, die Verdauung durch einen zur Vorverdauung bestimmten Apparat erleichterte. Andererseits ist es auch wahrscheinlich, daß der Verdauungsprozeß sehr rasch vor sich ging, und wir haben beim Albatros ein Beispiel für eine selbst unter Wasservögeln einzig dastehende, ungemein schnelle Verdauung, die mit seinem Heißhunger in Verbindung steht. Stellt auch der

lebende Albatros in den morphologischen Merkmalen einen Typus dar, der in keiner näheren Verwandtschaft mit den Pteranodonten steht, so bestehen doch andererseits auffallende Übereinstimmungen in der Lebensweise, der Art des Fluges usw., so daß wir in der Gegenwart im Albatros einen Typus vor uns haben, der in vielen Punkten sich an den Anpassungstypus von Pteranodon enge anschließt, Ähnlichkeiten, die freilich nur als konvergente Anpassungserscheinungen zu deuten sind.

Bildet somit der Albatros in der lebenden Tierwelt einen Anpassungstypus, der sich jenem der Pteranodonten zur Seite stellen läßt, so finden wir, wenn wir uns in der heutigen Tierwelt nach

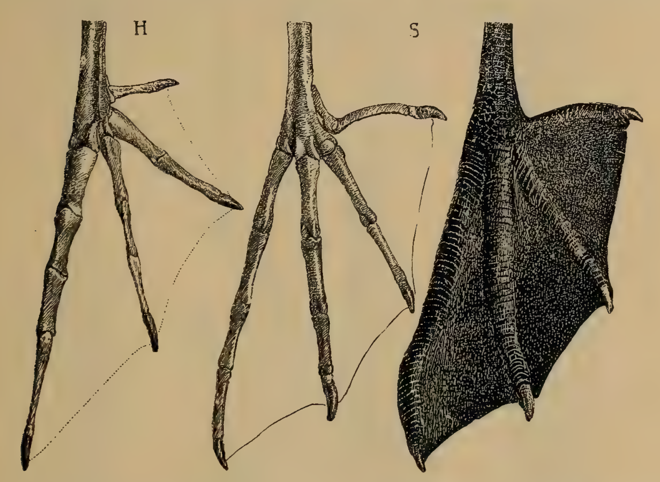


Fig. 288. Vergleich der Ruderfüße von Hesperornis regalis, Marsh (*H*) und vom Kormoran (Phalacrocorax carbo) (*S*). Die rechte Figur zeigt den Verlauf der Schwimmhäute des Kormoranfußes. (Nach G. HEILMANN.)

einem Anpassungstypus umsehen, der sich dem des Niobraravogels Hesperornis vergleichen ließe, in den Podicipiden oder Lappentauchern, die man auch unter dem Namen der Steißfüße zusammenfaßt, ein überraschendes Gegenstück.

Hesperornis regalis hat O. C. MARSH (25) einen sehr primitiven Vogel aus der Niobrarakreide genannt, der sich von den lebenden Vögeln vor allem durch den Besitz von wohlentwickelten Zähnen in beiden Kiefern unterscheidet, ein Merkmal, das er nicht nur mit dem Urvogel aus den lithographischen Schiefern Bayerns, Archaeopteryx, sondern auch mit einem zweiten Vogeltypus aus der Niobrarakreide, Ichthyornis victor, teilt.

Das Skelett von Hesperornis regalis ist fast vollständig bekannt (Fig. 287). Schon O. C. MARSH hat eine Rekonstruktion dieses Tieres entworfen und gezeigt, daß dieser Vogel zweifellos ein Wasservogel gewesen sein muß, der das Flugvermögen vollständig eingebüßt hat. Von dem Armskelette, das sich noch bei vielen flugunfähig gewordenen Laufvögeln findet, ist bei Hesperornis keine Spur, auch nicht die kleinste, vorhanden; dies kann bei der großen Zahl von Resten, die man aus der Niobrarakreide kennt, nicht als die Folge eines ungenügenden Erhaltungszustandes eines oder einiger weniger Exemplare ausgelegt werden.

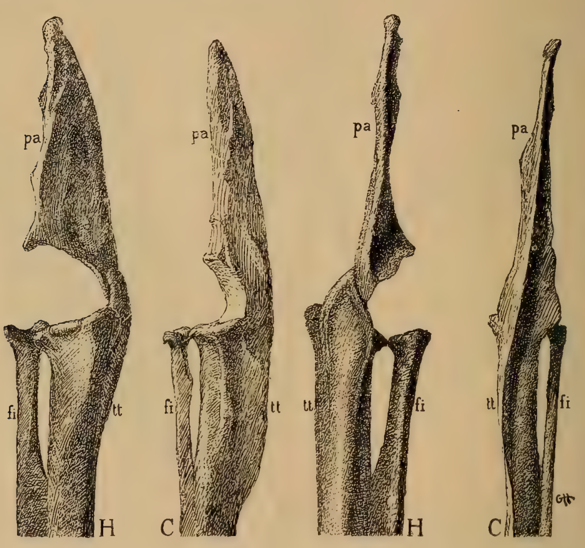


Fig. 289. Vergleich des oberen Endes der Unterschenkel von Hesperornis (*H*) und Colymbus glacialis (*C*). *pa* = Patella, *tt* = Tibia, *fi* = Fibula. Die beiden Figuren links in Seitenansicht, die beiden Figuren rechts in Vorderansicht (Stark verkleinert). (Nach G. HEILMANN.)

Würden wir nur die Gliedmaßen von Hesperornis regalis kennen, so würden wir diesen Vogel wahrscheinlich in die Familie der Lappentaucher oder Podicipiden unmittelbar eingereiht haben, da die Formen der einzelnen Elemente der Hinterextremität in so auffallender Weise an die entsprechenden Skelettelemente der Lappentaucher erinnern, daß wir diese Ähnlichkeit wahrscheinlich nicht als eine bloße Parallelerscheinung gedeutet hätten. Das Längenverhältnis der Zehen ist zwar nicht nur bei Hesperornis und bei den Lappentauchern dasselbe, bei denen nicht die dritte, sondern die

vierte Zehe die längste ist, da sich die gleichen Zehenproportionen auch bei anderen Schwimmvögeln, wie z. B. beim Schwan und Kormoran, wiederfinden (Fig. 288), aber das auffallendste Merkmal, das den Hinterbeinen von Hesperornis und den Lappentauchern gemeinsam ist, besteht in der eigentümlichen Ausbildung einer sehr großen und starken Patella (Fig. 289). Da wir aber aus dem



Fig. 291.

Fig. 290. Hinterfüße einer Lumme (Colymbus septentrionalis, L.) von hinten oben gesehen, in Schwimmstellung. Fig. 291. Muskeln des hinteren Körperabschnittes einer Lumme. *pa* = Spitze der Patella (Kniescheibe). (Nach G. HEILMANN.)

Schädelbaue und aus anderen Merkmalen des Skelettes der Hesperornithen entnehmen müssen, daß diese eine von den Podicipiden verschiedene Gruppe darstellen, so erweist sich auch dieses übereinstimmende Merkmal nur als ein Parallelismus. An der vergrößerten Patella setzt sich, wie aus den schönen Untersuchungen von

G. HEILMANN (26) hervorgeht, der Musculus gastrocnemius an, der bei der Ruderbewegung der Hinterbeine (Fig. 291) eine sehr wesentliche Rolle spielt. Die Stellung der Hinterbeine beim Schwimmen (Fig. 290) und die Art der Fortbeweguug im Wasser muß daher bei Hesperornis genau dieselbe wie bei den Lappentauchern gewesen sein. Die Flügel haben bei dieser Art der Lokomotion keine Bedeutung mehr und sind daher bei den Hesperornithen vollständig verloren gegangen. Auch bei den Steißfüßen ist das Flugvermögen sehr reduziert und Schwimmen und Tauchen bilden fast die einzigen Lokomotionsarten dieser eigenartigen, in vielen Beziehungen sehr altertümlichen Vögel. Eine noch größere Ähnlichkeit als zwischen den Hesperornithen und den Lappentauchern oder Podicipiden besteht aber zwischen den ersteren und den Seetauchern oder Colymbiden. Die Colymbiden sind ausschließlich Meeresbewohner; sie stehen, wie SHUFELDT mitteilt, nur selten auf dem Lande aufrecht wie die Pinguine und Alken, sondern liegen meist auf den Sandbänken, um sich zu sonnen oder auszuruhen. Sie fliegen sehr schlecht und bewegen sich auf dem Lande, wie NELSON beobachtet hat, dadurch weiter, daß sie ihre vordere Körperhälfte vom Boden erheben, die Flügelspitzen auf den Boden drücken und sich mit Hilfe der Füße in kleinen Sprüngen vorwärts schnellen, so daß diese krampfhafte und der Bewegung der Seehunde auf dem Lande ähnelnde Bewegung diesen Vögeln ein sehr unbeholfenes Aussehen verleiht. In sehr ähnlicher, ja wahrscheinlich in derselben Weise haben sich wohl auch die Hesperornithen auf dem Lande fortbewegt, nur mit dem Unterschiede, daß die Unterstützung durch die Flügel wegfiel. Es ist daher das Rekonstruktionsbild, das G. HEILMANN von Hesperornis regalis entworfen hat, als sehr gelungen zu bezeichnen (Fig. 292). Auch bei den Hesperornithen standen die Beine viel zu weit nach hinten und waren zu stark gespreizt, als daß die Tiere auf dem Lande hätten aufrecht gehen können.

So wie die ausschließliche Nahrung der Colymbiden aus Fischen besteht, so hat wahrscheinlich auch Hesperornis nur Fische gejagt. Das von CH. M. STERNBERG in der Niobrarakreide entdeckte Skelett, das nun eine der Zierden des American Museum of Natural History in New York bildet, zeigt die Körperproportionen dieses Tauchvogels des Niobrarameeres in vollkommener Weise. Der lange, schwanenartige Hals hat das Tier in vortrefflicher Weise zum Tauchen nach Fischen befähigt. Das von CH. H. STERNBERG abgebildete Skelett in situ zeigt, daß der Hals etwas länger gewesen ist, als MARSH angenommen hatte, während die übrigen Körperproportionen schon in der vor langer Zeit von MARSH ent-

worfenen Rekonstruktion den neuerlich überprüften Verhältnissen der Skeletteile entsprechen (Fig. 287).

Viel kleiner als Hesperornis war der zweite Vogeltypus, der sich in den Niobrarakalken von Kansas gefunden hat und für den MARSH den Namen Ichthyornis victor aufgestellt hat (Fig. 293). Das Tier hatte etwa die Größe einer Taube und besaß noch funktionelle Flügel. Die Kiefer trugen oben und unten zahlreiche Zähne.

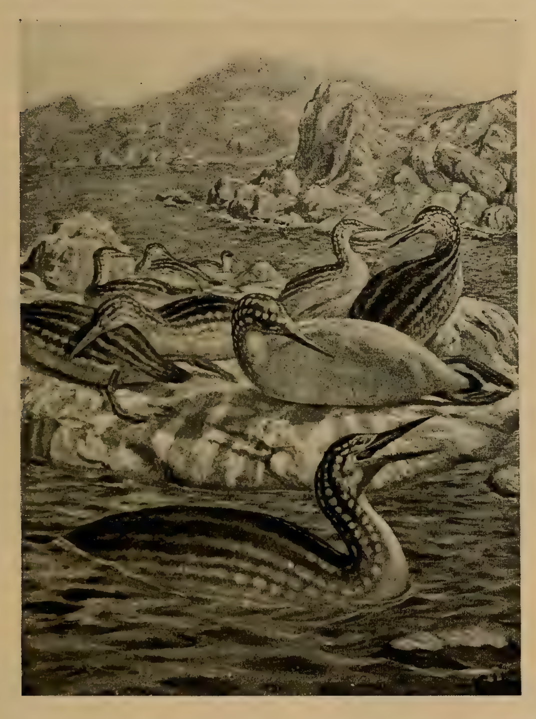


Fig. 292. Rekonstruktion des Lebensbildes von Hesperornis regalis, Marsh, aus der oberen Kreide von Kansas. (Nach G. HEILMANN.)

Wir werden kaum fehlgehen, wenn wir annehmen, daß sowohl Hesperornis als auch Ichthyornis keine vereinzelt lebenden Vögel gewesen sind, sondern daß sie in großen Scharen in diesem Gebiete lebten, in dem man ihre Reste aufgefunden hat. So wie sich heute die Albatrosse in ungeheuren Scharen an den gewohnten Brutplätzen versammeln und die Meeresvögel namentlich in den nördlichen Eismeeren, aber auch in der antarktischen Region meist in Scharen zu

vielen Tausenden auftreten, besonders dann, wenn sie sich zum Brutgeschäfte versammeln, so werden wir dies auch für die Vögel aus der oberen Kreide von Kansas anzunehmen haben. Durch diese Annahme gewinnt das Lebensbild, das wir uns rekonstruieren wollen, bedeutend an Lebendigkeit. Wir werden uns vorzustellen haben, daß die Sandbänke in Küstennähe mit Tausenden von Ichthyornis- und Hesperornisexemplaren bevölkert gewesen sind und daß namentlich zur Brutzeit der Strand in ähnlicher Weise mit Vögeln besetzt

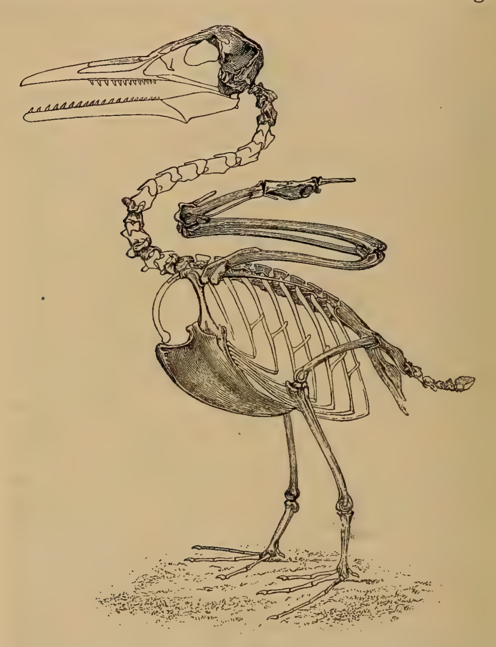


Fig. 293. **Rekonstruktion des Skelettes von Ichthyornis victor, Marsh, aus der oberen Kreide von Kansas. Ungefähr $^1/_2$ natürliche Größe. (Nach O. C. Marsh.)**

war, wie dies die Brutstätten der Albatrosse auf den Sandwichinseln oder der Pinguine auf den Falklandsinseln oder der Alken auf den „Vogelbergen" des hohen Nordens noch heute zeigen.

Diese beiden Gattungen, Hesperornis und Ichthyornis, sind zwar die am besten bekannten Vögel aus den Niobraraschichten von Kansas, aber außer ihnen sind aus denselben Schichten noch zahlreiche andere Reste von Vögeln bekannt geworden, die zwar schon vor langer Zeit benannt, aber erst vor einigen Jahren durch R. W. Shufeldt (27) genauer beschrieben worden sind, so daß wir uns jetzt

ein Bild davon machen können, daß neben den beiden häufigsten und am besten bekannten Gattungen noch verschiedene andere Vögel die Ufer des Niobrarameeres belebten. So haben die sorgfältigen Vergleiche SHUFELDTs ergeben, daß wir in den freilich sehr dürftigen Resten von Baptornis advenus, Marsh, einen Vertreter der Colymbiden und zwar einen Verwandten des großen Eistauchers (Colymbus glacialis L. oder Gavia immer) zu erblicken haben. Indessen scheinen mir doch die bisher vorliegenden Reste zu weiteren Schlußfolgerungen, als daß in Baptornis ein von den beiden gut bekannten Gattungen verschiedener Typus vorliegt, nicht auszureichen (28). Verschiedene Arten der Gattung Graculavus dürften verschiedenen Sumpfvögeln entsprechen, jedoch sind diese Reste so

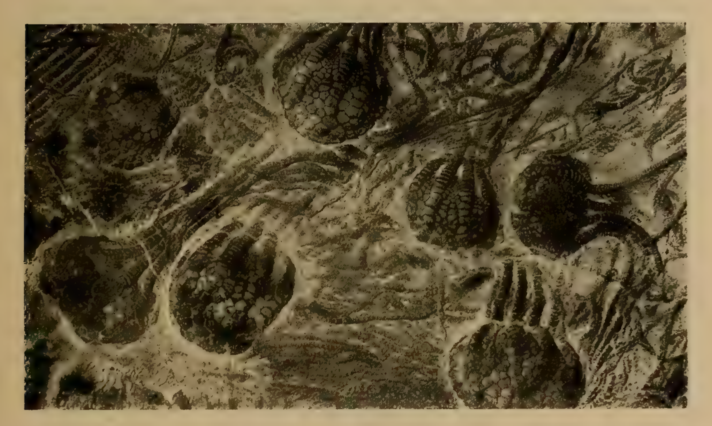


Fig. 294. Uintacrinus socialis, Grinn., aus der oberen Kreide (Niobrara Cretaceous) von Kansas, in $^{1}/_{2}$ natürlicher Größe.
Original im Senckenbergischen Museum zu Frankfurt a. M.

dürftig, daß es schwer möglich ist, aus ihnen weitergehende Schlüsse auf die Zusammensetzung der Ornis in der Niobrarazeit abzuleiten.

In diese Seichtsee wurden von der Hochsee zuweilen Massen planktonischer Meerestiere hineingetrieben. Zu den merkwürdigsten Planktontypen der Niobrarasee gehörten die freischwimmenden, planktonisch gewordenen Seelilien der Gattung Uintacrinus (Fig. 294). Stellenweise sind die Reste dieser von Fluten in die Nähe der Küste getriebenen und gestrandeten Tiere zu vielen Tausenden angehäuft. Prächtige Platten mit vielen Hunderten von Exemplaren dieser Crinoiden (Uintacrinus socialis) sind bei Martin in Kansas, einem zweiten Fundorte in drei Meilen östlicher Entfernung von Martin, am Butte Creek bei Elkader und bei Quinter in Gove County, 37 Meilen Ost

von Elkader aufgefunden worden. Und ebenso wie wir aus diesen Funden zu der Vorstellung gedrängt werden, daß die von den Strömungen zusammengetriebenen Seelilien, deren Aufenthaltsort in der offenen Hochsee zu suchen ist, in der Seichtsee des Niobrarameeres strandeten, werden wir wohl auch annehmen können, daß die Mehrzahl der Leichen der verschiedenen Schildkröten, Pteranodonten, Plesiosaurier und Mosasaurier nicht in tieferen Meeresschichten zu Boden sanken und dort fossil wurden, sondern daß sie an der seichten Ufersee strandeten und hier von dem massenhaft aufgewühlten Kalkschlamm bald nach ihrem Verenden übermantelt und so vor weiterer Zerstörung geschützt worden sind (34).

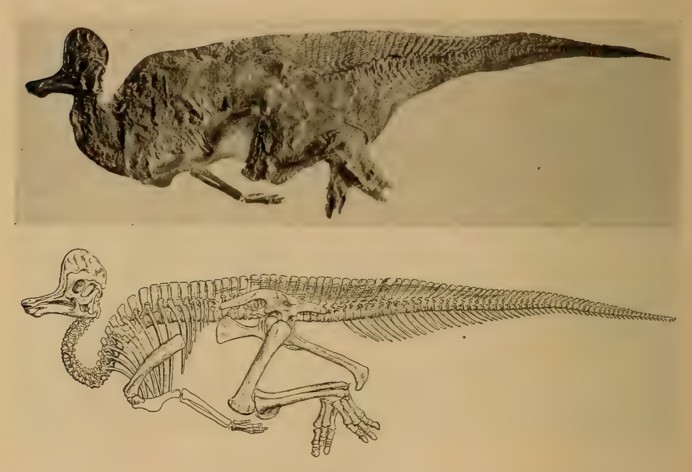


Fig. 295. Skelett und Skelettrekonstruktion von Corythosaurus casuarius, Brown, aus der Belly River-Formation (obere Kreideformation) von Alberta, Canada, etwa 9,35 m lang. Original im American Museum of Natural History in New York. Das Skelett wurde in derselben Haltung montiert, in der es gefunden wurde, wie in der oberen Figur zu sehen ist. (Nach B. Brown, 1916.)

Von Landtieren sind nur sehr wenige Reste in den Kalkschlamm der Niobrarasee eingebettet worden. Unter ihnen sind drei Reste von besonderem Interesse; der erste gehört der mit Trachodon (Fig. 299) aus der obersten Kreide Nordamerikas nahe verwandten, aber nicht identen Gattung Claosaurus an und ist im Tale des Smoky Hill River gefunden worden (29), der zweite, der unter dem Namen Hierosaurus beschrieben wurde, kam in Gove County (Kansas) zum Vorschein (30) und der dritte (Stegopelta) wurde in Lander in Wyoming ausgegraben (31). Die Natur dieser Ablagerungen, die in ziemlicher Entfernung vom Festlande gebildet wurden, brachte es

mit sich, daß Einschwemmungen vom Lande her nur sehr selten erfolgten, so daß wir über die Landwirbeltiere aus dieser Zeit nur sehr dürftige Kenntnisse besitzen.

Die Überreste dieser drei Landreptilien (Claosaurus, Hierosaurus und Stegopelta) gehören zu der Gruppe der Ornithischier, von denen wir aus den jüngeren und älteren Kreideablagerungen als den Niobraraschichten viele Vertreter kennen. Claosaurus ist ein Verwandter der Iguanodonten aus den Wealdenschichten, die wir später noch genauer kennen lernen werden; Hierosaurus, der nur aus sehr mangelhaften Resten bekannt ist, gehört dagegen ebenso wie der dritte Ornithischier aus den Niobraraschichten von Kansas der Familie der Ceratopsiden, und zwar der Unterfamilie Nodosaurinae, an, die durch die eigentümliche Gattung Ankylosaurus in der oberen Kreide (Edmonton- und Belly Riverformation) von Montana und Canada vertreten wird.

Die Niobraraschichten werden dem Turon zugerechnet, einer Stufe der Oberkreide, die älter ist als das Senon und das noch jüngere Danien (Maestrichtien) Europas (32).

Wahrscheinlich erstreckten sich auch zur Niobrarazeit im Inneren des Landes weite Flußniederungen und Sümpfe, in denen die Dinosaurier und Ornithischier die ihnen zusagenden Lebensbedingungen fanden; aber diese Ablagerungen sind in späterer Zeit entweder abgetragen oder von jüngeren Schichten übermantelt worden, so daß wir keine Kenntnis von der Ausdehnung und der Lage der Lebensgebiete dieser Großwirbeltiere besitzen. Erst aus späterer Zeit, dem Danien oder Maestrichtien, in welcher die Laramieschichten abgelagert wurden, fließen die Quellen unserer Kenntnisse über die großen Landreptilien Nordamerikas wieder reichlicher. Da tritt uns in den Ablagerungen von Laramie, Montana, Wyoming, Colorado und Canada eine Fülle von zum Teile höchst sonderbaren Typen entgegen, und besonders die letzten Jahre haben uns Kunde von neuen, sehr eigentümlich gestalteten Formen aus diesen Schichten gebracht. Ein Teil dieser Reptilien gehört den fleischfressenden Dinosauriern, ein anderer den pflanzenfressenden Ornithischiern an. Da begegnen uns Typen wie der merkwürdige Struthiomimus altus, den H. F. Osborn (33) erst vor kurzem in einer eingehenden Schilderung bekannt gemacht hat (Fig. 296) und der uns einstweilen insoferne ein Rätsel bildet, als die Funktion der zangenartigen Hände, die sich in gleicher Ausbildung bei keinem anderen der bisher bekannten Dinosaurier gefunden haben, durchaus unaufgeklärt ist; vielleicht hat dieser Dinosaurier, dessen gänzlich zahnlos gewordener Schädel eine auffallende Vogelähnlichkeit zeigt, mit den zu Zangen umgeformten Händen die Enden von frucht-

beladenen Zweigen oder die Spitzen langer Schilfstengel herabzuziehen versucht, was mit gewissen Spezialisationen des Armskelettes in Einklang gebracht werden könnte. Bei Struthiomimus altus sind nämlich die Arme in mancher Beziehung jenen der Faultiere sehr ähnlich, aber wir dürfen bei der bedeutenden Körpergröße dieses Dinosauriers, der eine Länge von über 4 m erreichte, kaum daran denken, daß er ein Baumbewohner war, wogegen ja schon die auffallende Laufvogelähnlichkeit im Baue der Hinterfüße spricht.

Von den Ceratopsiden der jüngeren Kreidebildungen, die bisher weder in der Niobrarakreide noch in den höheren Fort Pierreschichten Nordamerikas durch Reste vertreten sind, und die erst in den Judith River-Beds von Montana und Canada erscheinen, mögen



Fig. 296. Skelett von Struthiomimus altus, Lambe, aus der Belly River-Formation (obere Kreideformation) von Alberta, Canada, im American Museum of Natural History in New York. Länge des Skelettes (schätzungsweise) über 4 m. — (Schädel zahnlos, auffallend vogelähnlich, Arme relativ lang, Finger zu eigentümlichen Zangen umgebildet. (Nach H. F. OSBORN, 1917.)

die beiden Gattungen Monoclonius (Fig. 297) und Triceratops (Fig. 298) als Beispiele genannt sein. Die Ceratopsiden der Judith Riverschichten verteilen sich auf die Gattungen Monoclonius, Ceratops und Centrosaurus, während in den höheren, dem Danien Europas entsprechenden Schichten die Gattungen Triceratops, Diceratops, Torosaurus und Agathauma auftreten. Es waren das gewaltige Tiere, die die Gangart ihrer Vorfahren wieder mit dem quadrupeden Gang vertauscht haben und zwar ist es aller Wahrscheinlichkeit nach das außerordentlich schwere Nackenschild gewesen, das den Schädel und mit ihm den ganzen Vorderkörper der Tiere buchstäblich niederdrückte, so daß die Tiere wieder ihre Arme als Körperstützen in Verwendung zu nehmen genötigt waren. Infolge des Aufgebens der bipeden Gangart und der Rückkehr zur qua-

drupeden Lebensweise haben sich dann auch im Becken die für die bipede Gangart bezeichnenden Anpassungen, besonders in der Bauart des Pubis, verloren; das bei den Iguanodonten infolge der laufvogelartigen Bewegungsart nach hinten unter das Ischium ge-



Fig. 297. Vollständiges Skelett von Monoclonius nasicornus, Brown, aus der oberen Kreide (Belly River-Formation), vom Red Deer River, Alberta, Canada. Die Schädellänge beträgt 1,42 m. Das Original (Nr. 5351) befindet sich im American Museum of Natural History in New York. (Nach B. Brown, 1917.)

wendete Pubis verliert bei der Rückkehr zur Quadrupedie seine Bedeutung und verfällt der Reduktion (Fig. 308 E). Der Gesamteindruck eines Triceratops wird von dem eines Nashorns in den



Fig. 298. Rekonstruktion von Triceratops prorsus, Marsh, aus der oberen Kreide (Laramieschichten) Nordamerikas. Die Körperlänge erreicht 8 m. (Rekonstruktion von O. Abel 1908, auf Grundlage der von O. C. Marsh u. a. beschriebenen Skelettreste.)

Grundzügen nicht sehr verschieden gewesen sein, wenn auch in Einzelheiten keine näheren Vergleiche möglich sind und vor allem jeder Gedanke daran weit abzuweisen ist, daß etwa zwischen diesen gehörnten Ornithischiern und den Nashörnern irgend eine verwandt-

schaftliche Beziehung bestehen könnte, eine Annahme, die einmal gemacht worden ist, aber nur beweist, zu welchen Irrtümern eine Untersuchungsrichtung gelangen kann, die sich nur von ganz oberflächlichen Ähnlichkeiten leiten läßt, ohne den anatomischen Bau zu berücksichtigen.

Die Anpassungen der Ceratopsiden sprechen für ihre Lebensweise in Dschangeln und Sumpfniederungen im Stromgebiete großer



Fig. 299 A. Pseudomorphose nach einer Mumie von Trachodon annectens, Marsh, entdeckt von Ch. H. Sternberg, 1908, in der obersten Kreide (Laramie Beds) von Converse County, Wyoming. Original im American Museum of Nat. Hist., New York. (Nach H. F. Osborn.)

Flüsse; das Wasser selbst wurde in derselben Zeit von großen Ornithischiern besiedelt, die vom terrestrischen Leben zum Wasserleben übergegangen sind und mehr oder weniger weitgehende Anpassungen an die aquatische Lebensweise erworben haben. Während der große Trachodon annectens (Fig. 299), von dem in den letzten Jahren eine Anzahl trefflich erhaltener Skelette mit Abdrücken der ganzen Hautbekleidung gefunden worden sind (in den Laramie-

schichten von Converse County von Wyoming), in der Ausbildung von Schwimmhäuten zwischen den Fingern und an den Rändern



Fig. 299 B. Rekonstruktion des Lebensbildes von Trachodon annectens, Marsh. (Originalzeichnung.)

der Hand zweifellose Anpassungen an das Wasserleben erkennen läßt, sind diese Adaptationen bei einer anderen, durch einen hohen

Schädelkamm besonders auffallenden Gattung, Corythosaurus (Fig. 295), noch weiter vorgeschritten, so daß wir zu der Annahme geführt werden, daß sich dieses Reptil fast ausschließlich im Wasser aufgehalten zu haben scheint.

Der riesige Raubdinosaurier Tyrannosaurus rex (Fig. 300) hat wahrscheinlich die in den Sümpfen liegenden Trachodonten nicht im gleichen Maße verfolgen können wie die Landreptilien der damaligen Zeit. Es war dies der größte Räuber, von dem uns fossile Reste eine Kenntnis vermittelt haben; er hat eine Körpergröße erreicht, die von keinem anderen bisher bekannten lebenden oder fossilen Landraubtier erreicht oder übertroffen worden ist.

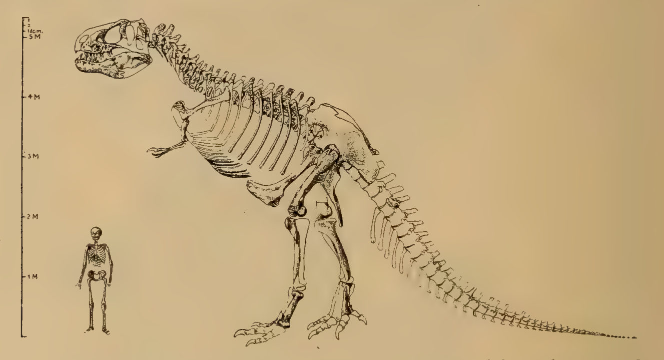


Fig. 300. Rekonstruktion des Skelettes von Tyrannosaurus rex, Osborn, im entsprechenden Größenverhältnis zu einem Menschenskelett. Oberste Kreide (Laramie Beds) Nordamerikas. (Nach H. F. Osborn.)

Diese Zeit der Ablagerung der Laramieschichten führt uns aber schon nahe an die Zeit heran, in der die Dinosaurier und Ornithischier aus Nordamerika verschwanden und das Zeitalter der Reptilienherrschaft von der beginnenden Blütezeit der Säugetiere in der Tertiärzeit abgelöst wurde. Aus dieser Übergangszeit besitzen wir nur sehr wenige Dokumente, die uns über die großen Umwälzungen der Tierwelt an der Wende der Kreidezeit und Tertiärzeit ein klares Bild zu verschaffen imstande wären, und wir sind über die Ereignisse, die sich in dieser Zeit nicht nur in Nordamerika, sondern auch in anderen Teilen der Erde abgespielt haben, vielfach nur auf vage Vermutungen angewiesen.

Wir kennen schon heute so viele Dokumente aus der Geschichte der Tierwelt der Niobrarazeit, daß wir es wohl versuchen konnten, mit ihrer Hilfe das Bild von dem regen Leben und Treiben, das in dem damaligen Meere herrschte, wenigstens in großen Zügen

wieder auferstehen zu lassen. Freilich stellt dieses Lebensbild nur einen kleinen Ausschnitt aus den zahlreichen verschiedenen Lebensbildern der oberen Kreidezeit Nordamerikas dar, aber die Analyse der anderen Fundgebiete und Faunen ist noch zu lückenhaft, um Bilder entwerfen zu können, die sich dem Lebensbilde zur Seite stellen ließen, das sich im Bereiche des Meeres abgespielt hat, über dessen Wogen die riesigen Pteranodonten schwebten. Aber auch hier werden wir in vielen Punkten sehr vorsichtig sein und überlegen müssen, ob nicht der große Reichtum an fossilen Wirbeltieren im Niobrarakalk auf ähnliche Verhältnisse zurückzuführen ist, wie wir sie später von anderen Fundorten kennen lernen werden. Es ist immerhin möglich, daß sehr viele Reste, die die Niobraraschichten füllen, von weither in die flachen Austernbuchten geschwemmt worden sind, so daß wir in diesen Schichten vielleicht nur ein großes Leichenfeld zu erblicken haben, nicht aber ein Meer, das als die Heimat einer Fülle sonderbarer Tiergestalten anzusehen ist. Darüber werden uns fortgesetzte Untersuchungen hoffentlich befriedigenden Aufschluß bringen.

Literaturnachweise.

(1) N. H. Darton, Preliminary Report on the Geology and Underground Water Resources of the Central Great Plains. — (Professional Paper No. 32 of the U. S. Geol. Surv., Washington 1905.)

(2) E. D. Cope, The Vertebrata of the Cretaceous Formations of the West. — (Report of the U. S. Geol. Surv. of the Territories, Vol. II, Washington 1875.)

(3) Ch. H. Sternberg, The Life of a Fossil Hunter. — New York 1909. — (With an Introduction by H. F. Osborn.)

(4) G. F. Eaton, Osteology of Pteranodon. — (Memoirs Conn. Acad. Arts and Sci., Vol. II, July 1910.)

(5) J. C. Merriam, The Thalattosauria. A Group of Marine Reptiles from the Triassic of California. — (Memoirs California Acad. of Sci., Vol. V, No. 1, San Francisco 1905.)

(6) L. Dollo, Les Mosasauriens de la Belgique. — (Bull. Soc. Belge de Géol., Paléont. et Hydrol., Bruxelles, T. XVIII, 1904, p. 207. — Literatur über die belgischen Mosasaurier bis 1903, vgl. p. 216.)

(7) Derselbe, Globidens Fraasi, Mosasaurien mylodonte nouveau du Maestrichtien (Crétacé supérieur) du Limbourg, et l'Éthologie de la Nutrition chez les Mosasauriens. — (Archives de Biologie, T. XXVIII, Liége 1913, p. 609.)

(8) S. W. Williston, Mosasaurs. — (Univ. Geol. Surv. Kansas, Vol. IV, 1898, p. 83.) Weitere Literatur bei O. Abel, Die Stämme der Wirbeltiere (Berlin und Leipzig 1919, p. 675—678).

(9) Ch. W. Gilmore, A New Mosasauroid Reptile from the Cretaceous of Alabama. — (Proceed. of the U. S. Nat. Mus. Washington, Vol. XLI, 1912, p. 479.)

(10) C. Wiman, Some Reptiles from the Niobrara Group in Kansas. — (Bull. Geol. Inst. Uppsala, Vol. XVIII, Uppsala 1920, p. 15). — Daß die Schwanzflosse

ein so hohes Dreieck bildete, wie es C. WIMAN (Fig. 7) rekonstruiert, wäre nach Analogie mit Mixosaurus Nordenskjöldi, einem Triasichthyosaurier aus Spitzbergen, möglich, ist aber einstweilen nicht mit Sicherheit nachzuweisen.

(11) O. ABEL, Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. — (Stuttgart 1912, p. 592.)

(12) „Doubtless many of the ankylosed bones which we fossil hunters often find in the Chalk of the Niobrara Group of the Cretaceous were broken by blows from these ramnosed lizards.“ (CH. H. STERNBERG, l. c., p. 50). Hier handelt es sich wahrscheinlich um Verletzungen, die durch Schwanzschläge hervorgerufen wurden und unter Kallusbildung verheilt sind. Die verheilten Kieferbrüche an einem Mosasaurus giganteus, N. 1559 des Brüsseler Museums, die ich schon in meiner „Paläobiologie“, p. 586, erwähnte, sind jedoch wahrscheinlich auf Bisse zurückzuführen.

(13) Kollege J. VERSLUYS macht mich in einem Schreiben vom 6. März 1920 darauf aufmerksam, daß auch bei Varanus eine derartige Gelenkbildung beobachtet worden ist (Verslagen d. Vergadeningen Nederland. Dierkundige Vereenig., 30. Juni 1907. — Tijdschr. Ned. Dierk. Vereenig. (2), deel X, p. XXXVIII). — Vgl. darüber besonders: F. v. HUENE, Ein ganzes Tylosaurusskelett. — Geol. und Paläont. Abhandl., Jena, N. F., Bd. VIII (G. R., Bd. XII), 1910, p. 297, und O. ABEL, Die Stämme der Wirbeltiere, l. c., p. 671.

(14) S. W. WILLISTON, North American Plesiosaurs, Elasmosaurus, Cimoliasaurus, and Polycotylus. — (The American Journal of Science (4), Vol. XXI, 1906, p. 221.) — North American Plesiosaurs, Part I. — (Publication No. 73 of the Field Columbian Museum, Geol. Ser., Vol. II, Chicago 1903.)

(15) Derselbe, North American Plesiosaurs. — Trinacromerum. — (Journal of Geology, Vol. XVI, No. 8, Nov.—Dec. 1908, p. 715.)

(16) B. BROWN, Stomach Stones and Food of Plesiosaurs. — (Science, N. S., No. 501, XX, 1904, p. 184.) —
O. ABEL, Paläobiologie d. Wirbeltiere, l. c., p. 78.

(17) S. W. WILLISTON, An Interesting Food Habit of Plesiosaurs. — Transactions Kansas Acad. Sci., Vol. XIII, 1893, p. 121. — North American Plesiosaurs, Elasmosaurus, etc., l. c., 1906, p. 226.

(18) B. BROWN, Stomach Stones and Food of Plesiosaurs. — (Science, N. S., Vol. XX, No. 501, August 5, 1904, p. 184.)

(19) H. F. OSBORN, The Great Cretaceous Fish Portheus molossus Cope. — (Bull. Am. Mus. Nat. Hist., New York, Vol. XX, Art. XXXI, Oct. 15, 1904, p. 377.)

(20) G. R. WIELAND, Notes on the Cretaceous Turtles, Toxochelys and Archelon, with a Classification of the Marine Testudinata. — (Amer. Journal of Science, Vol. XIV, 1902, p. 95.) — A New Niobrara Toxochelys. — (Ibidem, Vol. XX, 1905, p. 325.) — Revision of the Protostegidae. — (Ibidem, Vol. XXVII, 1909, p. 101.) — O. P. HAY, The Fossil Turtles of North America. — (Carnegie Institution of Washington, Publication No. 75, 1908.) — Description of two Species of Fossil Turtles, etc. — (Proceed. U. S. Nat. Mus. Washington, Vol. XXXVI, p. 191.)

(21) O. JAEKEL, Die Wirbeltierfunde aus dem Keuper von Halberstadt. — II. Teil: Testudinata. — (Paläontologische Zeitschrift, Bd. II, Berlin 1916, p. 88.) — O. ABEL, Die Stämme der Wirbeltiere, 1919, p. 386.

(22) G. R. WIELAND, The Skull, Pelvis, and Probable Relationships of the Hugh Turtles of the Genus Archelon from the Fort Pierre Cretaceous of South Dakota. — (Amer. Journal of Science (4), Vol. IX, 1900, p. 237.)

(23) O. ABEL, Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere, p. 331.

(24) O. ABEL, Neue Rekonstruktion der Flugsauriergattungen Pterodactylus und Rhamphorhynchus. — (Die Naturwissenschaften, VII. Jahrg., 37. Heft, Berlin, 12. Sept. 1919, p. 661.) — Die Lösung des Flugproblems bei den Tieren der Vorzeit. — (Urania, Wochenschrift für Volksbildung, IX. Jahrg., Nr. 22, 27. Mai 1916, p. 309.)

(25) O. C. MARSH, Odontornithes: A Monograph of the Extinct Toothed Birds of North America. — (Report of the Geological Exploration of the 40 th. Parallel. — Vol. VII, Washington 1880 und Memoirs of the Peabody Museum, Yale College, New Haven, Vol. I, 1880.) Weitere Literatur siehe bei O. ABEL, Die Stämme der Wirbeltiere, 1919, p. 697.

(26) G. HEILMANN, Fuglenes Afstamning. — Kjöbenhavn, 1916, p. 34 ff.

(27) R. W. SHUFELDT, Fossil Birds in the Marsh Collection of Yale University. — (Transactions Connecticut Acad. Sci., New Haven, Vol. XIX, February 1915, p. 1.)

(28) O. ABEL, Die Stämme der Wirbeltiere, 1919, p. 703.

(29) O. C. MARSH, Additional Characters of the Ceratopsidae, with Notice of New Cretaceous Dinosaurs. — (Amer. Journal of Science (3), Vol. XXIX, 1890, p. 422—424.)

J. B. HATCHER, The Genera and Species of the Trachodontidae (Hadrosauridae, Claosauridae) Marsh. — (Annals of the Carnegie Museum, Pittsburgh, Vol. I, 1902, p. 377—386.)

(30) G. R. WIELAND, A New Armored Saurian from the Niobrara. — (Amer. Journal of Science, Vol. XXVII, 1909, p. 250.)

Derselbe, Notes on the Armored Dinosauria. — (Ibidem, Vol. XXXI, 1911, p. 112.)

F. VON NOPCSA, Über Dinosaurier. — (Centralblatt f. Mineral. etc., 1917, p. 211.)

(31) S. W. WILLISTON, A New Armored Dinosaur from the Upper Cretaceous of Wyoming. — (Science, N. S., Vol. XXII, No. 564, 1905, p. 503.)

Roy L. MOODIE, An Armored Dinosaur from the Cretaceous of Wyoming. — (The Kansas Univ. Sci. Bulletin, Vol. V, Nr. 14, 1910, p. 257.)

(32) R. S. LULL, Dinosaurian Distribution. — (Amer. Journ. of Science, Vol. XXIX, Jan. 1910, p. 30.)

(33) H. F. OSBORN, Skeletal Adaptations of Ornitholestes, Struthiomimus, Tyrannosaurus. — (Bull. Am. Mus. Nat. Hist., New York, Vol. XXXV, Art. XLIII, p. 733—771, New York 1917.)

(34) Dr. KURT EHRENBERG machte mich gelegentlich des Durchlesens der Korrektur auf eine Abhandlung von E. KIRK (The Structure and Relationships of Certain Eleutherozoic Pelmatozoa. — Smithsonian Inst., Proc. U. S. Nat. Mus., Vol. 41, 1912, p. 1) aufmerksam, in welcher die Anhäufung der Scharen von Uintacrinus mit der Zeit des Sexualtriebes in Verbindung gebracht wird, in der die Tiere wahrscheinlich, in Scharen vereinigt, der Flachsee zustrebten, um dort die Eiablage zu vollziehen (l. c., p. 99). Für diese Erklärung des Auftretens von Uintacrinus in großen, gedrängten Massen würde auch der Umstand sprechen, daß die Exemplare fast durchaus vorzüglich erhalten sind, was bei einem Massentransport durch Stürme kaum in gleichem Maße der Fall wäre.

VI. In den Sumpfwäldern Belgiens zur unteren Kreidezeit.

Unweit von der französischen Grenze Belgiens liegt das Steinkohlenbergwerk Bernissart, zwischen Mons und Tournai. Nicht den geförderten Steinkohlen verdankt es in den Kreisen der Geologen und der Paläontologen seine Weltberühmtheit, sondern der Erschließung einer außerordentlich reichen Tierwelt, deren Reste durch den Vortrieb eines Stollens in der Grube Saint-Barbe in einer Tiefe von 322 m unter Tag im Jahre 1877 angefahren, sorgfältigst ausgehoben und im Museum für Naturkunde in Brüssel präpariert und aufgestellt wurden. Das ist die nach dem wichtigsten Vertreter der dort gefundenen Tierreste genannte Iguanodontenfauna von Bernissart, die uns einen unschätzbaren Einblick in die Zeit der Ablagerung der Wealdenbildungen gewährt hat, die der unteren Kreideformation entsprechen.

Die Funde der Iguanodonten (1) sind zwar in einem Steinkohlenbergwerk gemacht und durch bergmännischen Abbau gewonnen und gerettet worden, aber sie gehören, wie aus dem eben Gesagten hervorgeht, nicht der Steinkohlenformation, sondern einer viel jüngeren Zeit der Erdgeschichte an. Bei dem Vortrieb des Stollens, der zur Entdeckung der prachtvollen Dinosaurierreste führte, traf man zunächst auf helle Mergel der unteren Kreide, in denen beim weiteren Abbau tiefschwarze Knochen zum Vorschein kamen, die der Direktor des Bergwerks an das Museum in Brüssel sandte. Dort wurden die Knochen als die Überreste von Dinosauriern erkannt und in Anbetracht der enormen wissenschaftlichen Bedeutung dieses Fundes die Grabungen mit erhöhtem Eifer fortgesetzt. Das Ergebnis des Abbaues waren 29 mehr oder weniger vollständige Skelette von Iguanodonten, fünf Krokodile, fünf Schildkröten, ein Salamander, über 2000 Fische und etwa 4000 Pflanzenreste. Die Gewinnung der Fossilreste geschah in der Weise, daß der ganze Inhalt der sich an die steinkohlenführenden Schichten anschließenden Mergelablagerung in Blöcke von höchstens 1 cbm Inhalt zersägt, von Gips umhüllt, nummeriert und so nach Brüssel geschafft wurde, wo die Blöcke wieder

zusammengestellt und die Skelette freigelegt wurden. Nicht weniger als 600 derartige Blöcke, die ein Gewicht von etwa 110 t besaßen, gelangten auf diese Weise nach Brüssel; die Präparation, Montierung und Untersuchung der Reste erforderte einen Zeitraum von 25 Jahren.



Fig. 301. Gruppe von zehn Iguanodonten (im Vordergrunde, nach rechts gewendet, Iguanodon bernissartensis, dem auch acht der übrigen Skelette angehören; das im Mittelgrunde links stehende Skelett ist Iguanodon Mantelli). Die Länge des größten Exemplars beträgt 10 m, die Höhe 5 m. (Photographie von L. DOLLO.)

Die Iguanodontenskelette sind zum Teile in ihrer ehemaligen Schreitstellung montiert (Fig. 301), und zwar ist diese außerordentlich mühevolle Aufstellung bei zehn Exemplaren durchgeführt worden.

Dreizehn Skelette wurden in der Lage belassen, in der sie gefunden wurden und sind auf einem Sockel neben den aufrecht montierten Skeletten zur Schau gestellt (Fig. 302).

Wir wollen zunächst die Iguanodonten von Bernissart eingehender betrachten und uns dann der Besprechung der übrigen Elemente der Fauna und Flora derselben Lagerstätte zuwenden.

Die auffallendste Erscheinung, die uns bei der Betrachtung der gewaltigen Tiere entgegentritt, ist die Körperhaltung (Fig. 303, 304).



Fig. 302. Mehrere Exemplare von Iguanodon bernissartensis in ihrer Fundstellung. Aus dem Wealden der Steinkohlengrube Sainte Barbe, Bernissart (Belgien). Das oberste der hier abgebildeten Skelette ist dasselbe, das in Fig. 336 skizziert ist. Der hier von einer Seite sichtbare Aufbau bringt die Reste von 13 Individuen zur Schaustellung. Die Länge jedes Exemplars beträgt ungefähr 10 m. (Nach einer Photographie des Musée d'histoire naturelle de Belgique in Brüssel.)

Unter den lebenden Wirbeltieren ist nur eine verhältnismäßig kleine Zahl von Arten bekannt, die sich ausschließlich auf den Hinterbeinen bewegen, also „biped" sind, im Gegensatze zu der überwiegenden Mehrzahl vierfüßiger oder „quadrupeder" Typen. Biped ist der Mensch, biped sind alle Vögel; biped sind ferner unter den lebenden Säugetieren die Känguruhs, die ägyptische Springmaus (Dipus aegyptiacus), der Pferdespringer der asiatischen Steppen (Alactaga jaculus) und Dipodomys Phillipsii, die nordamerikanische Taschenspringmaus, sowie ihre nächsten Verwandten, wie Perodipus Ordi und P. Richardsoni, die gleichfalls Nordamerika bewohnen. Pedetes caffer geht vor-

wiegend biped, bei schneller Bewegung immer; überhaupt finden wir unter den Nagetieren in verschiedenen Stämmen den Übergang von der quadrupeden zur bipeden Gangart angedeutet. Auch unter



Fig. 303. Skelett von Iguanodon bernissartensis, Boulenger, aus dem Wealden von Bernissart in Belgien. Original im Musée d'Histoire naturelle de Belgique in Brüssel. Körperlänge bis zu 10 m. (Nach L. Dollo.)

den anderen Gruppen der Säugetiere treffen wir da und dort auf Typen, die entweder ausschließlich biped geworden sind oder doch den beginnenden Übergang zur bipeden Lokomotionsart erkennen

lassen. So ist z. B. das Schuppentier (Manis) eine der Formen, die sehr häufig nur auf den Hinterbeinen gehen; hierbei wird der sehr bewegliche Schwanz dem Boden nicht aufgelegt und der Oberkörper nimmt zuweilen eine zum Boden fast senkrechte Stellung ein. Dies ist besonders bei Manis Temmincki, dem Nakka der Suahelisprache, beobachtet worden und KNOCHENHAUER berichtet, daß die Nakkas beinahe nur auf den Hinterfüßen laufen und dabei den breiten schweren Schwanz zur Erhaltung des Gleichgewichts in die Höhe



Fig. 304. Skelett von Iguanodon Mantelli, Owen, aus dem Wealden von Bernissart (Belgien). Höhe des Skelettes 3,58 m, Länge 3,96 m. — Original im Museum in Brüssel. (Nach L. DOLLO; die Stellung des Armes und der Scapula abgeändert.)

heben. Bei anderen Arten der Gattung Manis, z. B. beim javanischen Schuppentier, ist dagegen das Aufrichten auf den Hinterbeinen nur während des „Sicherns“ beobachtet worden. Auch das Erdferkel (Orycteropus capensis) geht häufig nur auf den Hinterfüßen; hierbei ist der Körper zusammengekrümmt und wird durch den Schwanz gestützt. Bei unserem Feldhasen ist das Aufrichten auf den Hinterbeinen, wie auch bei vielen anderen Nagetieren, nur im Zustande des Sicherns zu beobachten.

Ausschließlich biped ist der Koboldmaki (Tarsius spectrum) geworden, ein baumbewohnender, von Ast zu Ast springender Primate. Unter den Primaten ist auch noch ein zweiter Typus, der Gibbon, zuweilen biped, wenn er sich auf festem Boden bewegt; da die Gibbons nur sehr selten in der Freiheit zum Boden herabgehen und den größten Teil ihres Lebens in den Bäumen zubringen, so tritt diese Bewegungsart bei ihnen nur sehr selten ein. Sie ist hier bedingt durch die enorme Verlängerung der Arme, die während des sehr unbeholfenen Ganges auf den Hinterbeinen als Balanzierapparate dienen. Auch bei den Stummelaffen und Schlankaffen ist zuweilen die bipede Gangart beobachtet worden; diese Affen unterscheiden sich von allen anderen durch die auffallende Länge der hinteren Gliedmaßen im Vergleiche zu den vorderen. Da jedoch auch diese Tiere fast ausschließlich auf Bäumen leben, so ist auch bei diesen die bipede Gangart nur gelegentlich zu beobachten. Unter den Insektenfressern ist Macroscelides als eine Form zu nennen, die gelegentlich nur auf den Hinterbeinen läuft.

Unter den lebenden Reptilien ist die bipede Gangart nur sehr selten anzutreffen. Das bekannteste Beispiel (2) ist Chlamydosaurus Kingi, die australische Krageneidechse, die nach den Mitteilungen SAVILLE-KENTS 10—11 m weit nur auf den Hinterbeinen zu laufen vermag, wobei der Schwanz frei über dem Boden getragen und nach beiden Seiten bewegt wird, wahrscheinlich um das Gleichgewicht herzustellen; die Arme hängen schlaff herab. Die gleiche Art der Fortbewegung habe ich vor einigen Jahren an einem großen männlichen Exemplar der Smaragdeidechse (Lacerta viridis) beobachten können, die ich auf der Insel Brioni bis zu einer glatt gebahnten Straße verfolgte, wo sich das Tier aufrichtete und ganz nach Art von Chlamydosaurus, nur auf den Hinterbeinen laufend, die andere Seite der Straße in schnellem Laufe erreichte. Ebenso sind auch bei anderen Eidechsenarten derartige Beobachtungen gemacht worden; immer handelt es sich aber um ganz vereinzelte Erscheinungen und nicht um eine regelmäßige Lokomotionsart.

Bei den meisten Dinosauriern und den Ornithischiern ist dagegen, wie aus dem Baue der Gliedmaßen mit Sicherheit zu erschließen ist, die bipede Gangart zu der ausschließlichen Bewegungsart geworden.

Auch die Iguanodonten sind bipede Reptilien gewesen. Das geht nicht nur aus dem Längenverhältnisse der Arme und Beine hervor, sondern auch aus der Spezialisation der Hände, die ein Laufen auf dem Boden kaum gestatteten. Es geht weiter aus dem Baue des Beckens, der Form der Hinterfüße und endlich auch aus den erhaltenen Fährten der Iguanodonten in den Wealden-

bildungen Englands und Hannovers mit voller Sicherheit hervor, daß diese Tiere ausschließlich auf den Hinterbeinen schritten und liefen und ihre Arme nur zum Ergreifen der Nahrung, sowie als Verteidigungswaffe verwendeten, wozu ihnen namentlich der zu einem mächtigen Stachel umgewandelte Daumen (Fig. 305) diente, der in ähnlicher Weise wie die Handstacheln des lebenden Frosches Leptodactylus als Kneipzange verwendet worden sein dürfte.

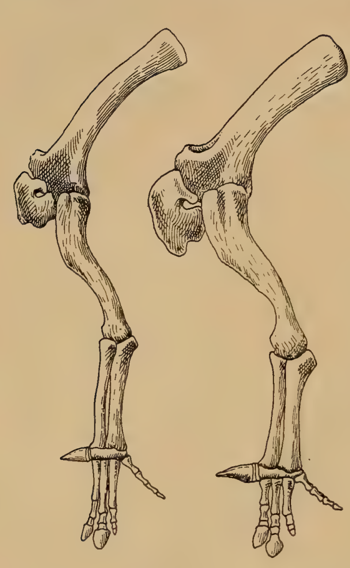


Fig. 305. Armskelett von Iguanodon Mantelli, Owen (links), und von Iguanodon bernissartensis, Blgr. (rechts), auf gleiche Länge reduziert. Zu beachten ist besonders die verschiedene Länge der Finger. Das Größenverhältnis von I. Mantelli zu I. bernissartensis ist ungefähr 7 : 10.

(Nach L. DOLLO, unwesentlich abgeändert.)

Der aufrechte Gang hat bei den Iguanodonten und ebenso bei deren Verwandten zu Veränderungen im Baue der hinteren Gliedmaßen und des Beckens geführt (Fig. 306), die in auffallender Weise an die Umformungen dieser Körperteile bei den Vögeln erinnern.

Einer der wichtigsten Gegensätze im Baue des Vogelbeckens im Vergleiche mit den Reptilien und Säugetieren besteht in der Verlagerung des Pubis oder Schambeines. Während bei den normal gebauten Reptilien und Säugetieren das Becken derart gebaut ist, daß sich von den drei Hauptelementen desselben das Pubis nach vorne wendet, findet bei den Vögeln eine Drehung des Pubis nach hinten statt, so daß das Pubis unter das Ischium zu liegen kommt. Die Verschiebung des Schambeines nach hinten läßt sich an den Embryonen schrittweise verfolgen (Fig. 307).

Am Vogelbecken ist an der Stelle, an welcher sonst bei den Reptilien das Pubis liegt, ein Fortsatz ausgebildet, der vor der Gelenkpfanne des Beckens für den Oberschenkelknochen liegt und der seiner Entstehung nach als ein Teil des Iliums oder Darmbeines zu betrachten ist. Dieser „Processus pectinealis“ wird nur sehr selten (z. B. bei dem amerikanischen Strauße, Rhea americana) auch noch durch die Beteiligung des Pubis verstärkt, ist aber in den meisten Fällen ausschließlich ein Teil des Iliums. Besonders stark

ist dieser Processus pectinealis bei den Laufvögeln und bei den Schwimmvögeln ausgebildet. Stets sind die Achsen der beiden Processus pectineales nach außen gegen die letzten Rippen gerichtet, sie divergieren also und bilden schon dadurch einen scharfen Gegensatz zu den konvergierenden Schambeinen an den Becken der

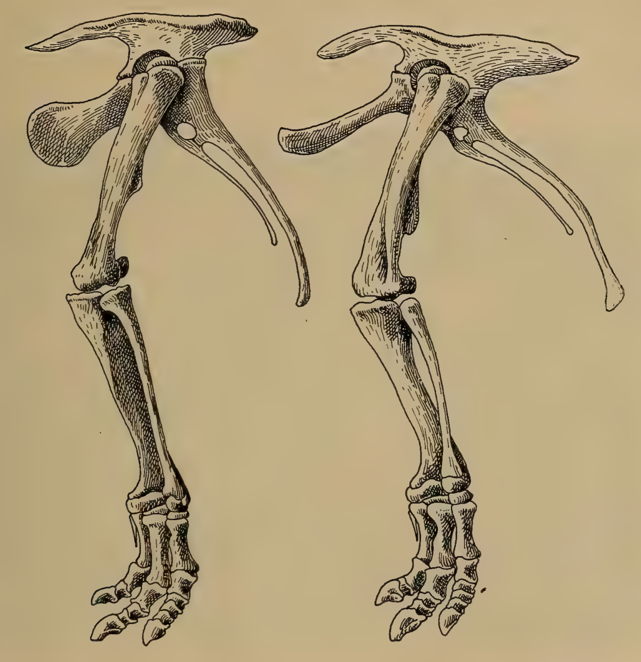


Fig. 306. Beinskelett von Iguanodon Mantelli, Owen (links) und von Iguanodon bernissartensis, Blgr. (rechts), auf gleiche Länge reduziert (wie in Fig. 305). Zu beachten ist besonders die verschiedene Form des Processus pseudopectinealis (vgl. Fig. 308, F. *pr.*), die von F. NOPCSA durch sexuelle Differenzen zu erklären versucht wurde.

(Nach L. DOLLO, 1882.)

Reptilien, bei denen das Pubis seine normale, nach vorne gerichtete Lage beibehalten hat.

An diesem Processus pectinealis heftet sich, wie F. VON NOPCSA festgestellt hat, der Musculus ambiens an. Ein Anziehen dieses Muskels, bzw. seiner Sehne oberhalb des Knies, bewirkte bei fixiertem Ober- und Unterschenkel an den zur Untersuchung gewählten Kadavern ein Zusammenziehen der Zehen.

Ein langsam schreitender Hahn zieht bei jedem Schritte die Zehen langsam und scheinbar bedächtig ein; dadurch wird es ihm, wie NOPCSA gezeigt hat (3), möglich, jeden Fuß mit vorwärts gerichteter Mittelzehe nahe der Mittellinie des Körpers wieder auf den Boden zu stellen, ohne daß die Zehen des gehobenen Fußes den Unterschenkel des anderen Fußes berühren. Wie N. G. LEBEDINSKY nachgewiesen hat (4), ist es für ein Lauftier von Wichtigkeit, die beiden Extremitäten möglichst nahe der Mittelebene des Körpers nach dem Aufheben der Beine wieder auf den Boden zu setzen, und damit steht in Zusammenhang, daß der Abstand der beiden

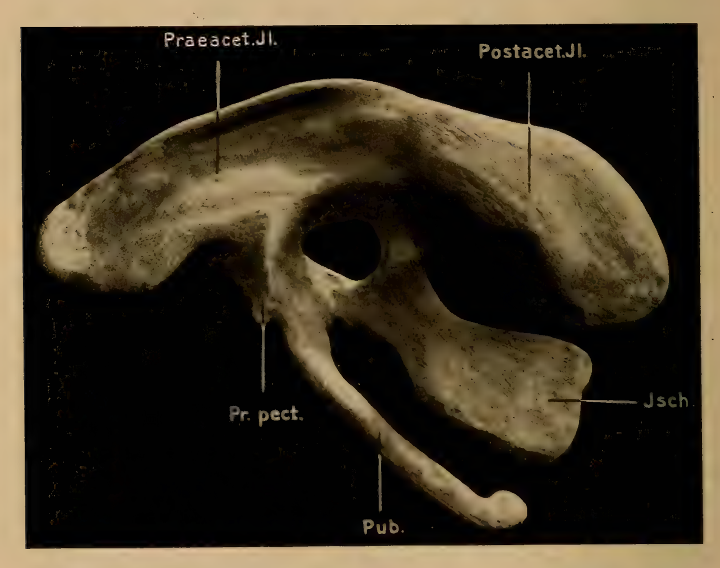


Fig. 307. Linke Seitenansicht eines nach dem Becken eines 7 Tage 8 Stunden alten Embryos eines Haushuhns (Gallus domesticus) angefertigten Modells. *Pr. pect.* = Processus pectinealis des Iliums, *Pub.* = Pubis, *Isch.* = Ischium, *Praeacet. Il.* = Praeacetabularer, *Postacet. Il.* = Postacetabularer Abschnitt des Iliums. (Nach N. G. LEBEDINSKY, 1913.)

Acetabula oder Gelenkpfannen für den Oberschenkelknochen möglichst klein ist. Hingegen weisen ausgesprochene Scharrvögel den größten Acetabularabstand unter den Vögeln auf.

Betrachten wir nunmehr das Becken von Iguanodon (Fig. 306), so sehen wir, daß auch hier am Vorderteile des Beckens ein knöcherner Ast entspringt, der sich nicht, wie dies für die Schambeine bezeichnend ist, nach der Mittellinie zu, sondern nach außen wendet. Er hat somit die gleiche Lage und Orientierung wie der Processus pectinealis des

Vogelbeckens. Während jedoch dieser vom Ilium seinen Ursprung nimmt, läßt sich mit zweifelloser Sicherheit feststellen, daß dieser Fortsatz des Iguanodonbeckens vom Ilium getrennt ist. Es kann sich daher nur um einen zwar funktionell gleichsinnigen, aber in morphologischer Hinsicht verschiedenen Knochenabschnitt handeln, der in diesem Falle nicht dem Ilium, sondern dem Pubis angehört. Er ist daher als der „Processus pseudopectinealis" zu bezeichnen.

Wahrscheinlich — ich folge auch hier den Ausführungen NOPCSAs (3) — hefteten sich am Processus pseudopectinealis nicht nur der Musculus ambiens, sondern auch noch andere Muskeln an, die zu den Rippen zogen und so die seitliche Rumpfbewegung beim Laufen regulierten.

Das Pubis der Iguanodonten liegt als schmaler Knochenstab unter dem Ischium und ist somit in Lage, Form und Funktion dem Pubis der Vögel durchaus gleichwertig.

Daß diese Verschiebung des Pubis unter das Ischium als eine Folge des bipeden Ganges der Ornithischier angesehen werden muß, geht mit voller Klarheit aus dem Verhalten dieses Beckenelementes bei den sekundär wieder vierfüßig oder quadruped gewordenen Stämmen hervor. Wir kennen derartige sekundär quadruped gewordene Formen in den Gattungen Stegosaurus, Triceratops und Ankylosaurus sowie in ihren Verwandten. In diesen Fällen ist unabhängig voneinander der bipede Gang wieder mit dem quadrupeden vertauscht worden; bei Stegosaurus war es das Gewicht der schweren Rückenplatten, das den Vorderteil des Körpers buchstäblich zu Boden drückte, bei Triceratops das Gewicht des enorm vergrößerten Nackenschildes, bei Ankylosaurus das Gewicht des Panzers, der aus zahlreichen Platten von der Form von Kachelofenbuckeln bestand. In diesen drei Fällen ist die Ausbildung eines dünnen schlanken Pubis unter dem Ischium überflüssig geworden; daher ist entweder, wie bei Stegosaurus, das Pubis verstärkt und mit dem Ischium zu einer funktionellen Einheit umgestaltet worden, wie DOLLO gezeigt hat (5), oder es ist, wie gleichfalls DOLLO nachwies, bei Triceratops das Pubis zu einem funktionslosen Rudiment geworden; oder es ist endlich, wie aus den erst vor kurzem bekannt gewordenen Abbildungen des Beckens von Ankylosaurus (6) hervorgeht, das Pubis und mit ihm der Processus pseudopectinealis überhaupt der Reduktion verfallen (Fig. 308).

Können wir auch mit voller Klarheit die Abhängigkeit des Beckenbaues von Iguanodon und den übrigen nach demselben Prinzipe gebauten Ornithischiern von der vogelartigen Bewegung der Gliedmaßen und dem bipeden Gange feststellen, so tritt uns doch bei dem Vergleiche dieser Beckentypen mit dem der gleichfalls bipeden Dinosaurier, wie Compsognathus, Tyrannosaurus usw., die auffallende

Erscheinung entgegen, daß die letztgenannten Formen ebenso wie alle übrigen Angehörigen des von den Ornithischiern verschiedenen Stammes der Dinosaurier keine derartige Verlagerung des Pubis unter das Ischium aufweisen. Schon vor mehreren Jahren habe ich auf diesen Widerspruch hingewiesen und eine Erklärung dieser merkwürdigen Erscheinung zu finden versucht. Wir müssen uns ja auch vor Augen halten, daß wir eine derartige Verschiebung des Pubis unter das Ischium bei gleichzeitiger Drehung desselben nach hinten nur bei den Vögeln und den Ornithischiern kennen. Bei den bipeden Säugetieren wie beim Känguruh, den Springmäusen und den Menschen hat eine solche Verschiebung und Umformung ebensowenig stattgefunden wie bei den gleichfalls bipeden Dinosauriern. Es müssen daher ganz bestimmte mechanische Gründe für diese Verschiedenheit bestimmend sein.

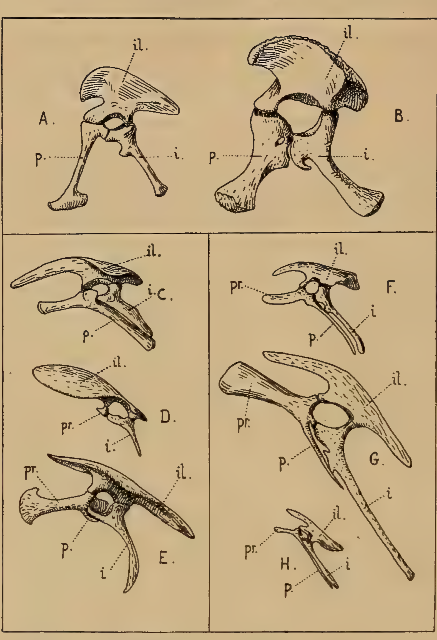


Fig. 308. Beckenformen verschiedener Dinosaurier und Ornithischier. Fig. *B* in $^1/_{75}$, alle übrigen Figuren in $^1/_{45}$ der natürlichen Größe. (Mit Benützung einer Zeichnung von W. D. MATTHEW.)

Dinosauria { *A.* Antrodemus (oberer Jura), *B.* Brontosaurus (oberer Jura),

Ornithischia { *C.* Stegosaurus (oberer Jura), *D.* Ankylosaurus (obere Kreide), *E.* Triceratops (obere Kreide), *F.* Camptosaurus (oberer Jura), *G.* Trachodon (obere Kreide), *H.* Thescelosaurus (obere Kreide).

pr. = Processus pseudopectinealis, *p.* = Pubis, *i.* = Ischium, *il.* = Ilium.

Es ist möglich, daß die Umlagerung des Pubis bei den Vögeln und bei den Ornithischiern und das Fehlen dieser Umlagerung bei den übrigen bipeden Wirbeltieren mit der verschiedenen Rolle zusammenhängt, die der Schwanz bei der Lokomotion spielt. Ich habe darauf hingewiesen, daß bei den Vögeln der Schwanz bei der Lokomotion auf festem Boden funktionslos und daher rudimentär geworden ist, zumal er auch für die Flugbewegung

ohne Bedeutung ist. Dagegen ist der Schwanz bei den springenden und hüpfenden Säugetieren wie bei den Springmäusen und bei den Känguruhs keineswegs bedeutungslos geworden. Bei diesen Typen spielt der Schwanz als Stützorgan und Lokomotionsorgan noch eine nicht unbedeutende Rolle. Das Gleiche ist vielleicht auch für die Dinosaurier anzunehmen, die wenigstens bei langsamer Bewegung ihren Schwanz in ähnlicher Weise verwendet haben dürften, wie dies bei den Springmäusen und bei den Känguruhs der Fall ist. Dabei ist zu beachten, daß der Schwanz der Känguruhs nicht etwa auf den Boden gedrückt wird, um das Tier abzuschnellen, sondern daß der Sprung der Känguruhs ausschließlich durch die Hinterbeine bewirkt wird; bei jedem Satze, den das Känguruh ausführt, schwingt der Schwanz mit, und zwar auf und nieder, umso heftiger, je weiter die Sprünge sind, ohne daß er jedoch dabei, worauf R. SEMON ausdrücklich hinwies, den Boden berühren würde. Bei Änderungen der Bewegungsrichtung wird der Schwanz nicht als Steuer verwendet. Nach HECK (7) hilft der Schwanz dem Känguruh beim Sprunge hauptsächlich als Gleichgewichtsregulator und erhöht durch das Auf- und Niederwippen die Sprungkraft. Die Entscheidung dieses Problems der verschiedenen Ausbildung des Beckens bei den Känguruhs und den Ornithischiern und der Ähnlichkeit des Känguruhbeckens mit dem Theropodenbecken kann wohl erst erfolgen, wenn die Muskelfunktionen genauer untersucht sein werden, als dies bis heute der Fall ist. Soviel läßt sich schon heute, freilich einstweilen nur als Vermutung, sagen, daß die Bewegungsart der Vögel und Ornithischier einerseits und der übrigen bipeden Typen andererseits auf eine Verschiedenheit der Muskelfunktionen der Hinterextremitäten und des Beckens sowie des Schwanzes zurückzuführen sein dürfte, und daß eine Aufklärung dieser Frage nur durch genaue myologische Untersuchungen ermöglicht werden kann. Sind auch bei den Dinosauriern die Muskeln selbst nicht mehr erhalten, so sind doch noch ihre Ursprungs- und Ansatzstellen zu ermitteln und auf diesem Wege entweder die Analogien oder Homologien festzustellen.

Daß zwischen den Vögeln und den Ornithischiern, zu denen Iguanodon gehört, im Muskelbaue eine große Ähnlichkeit geherrscht haben muß, geht unter anderem auch aus dem Vorhandensein des Trochanter quartus (1, e) in beiden Gruppen hervor. Der Trochanter quartus ist ein Vorsprung am Hinterrande des Oberschenkelknochens, der zum Ansatze des Musculus caudofemoralis dient (Fig. 309). Dieser Muskelvorsprung setzt sich nach oben in einen Kamm fort, an den sich der Musculus ischiofemoralis anheftet. Der Musculus caudofemoralis nimmt bei den Vögeln seinen Ursprung von den Hämapophysen der Schwanzwirbel und befestigt sich am vierten Trochanter des

Femur, während der Musculus ischiofemoralis am Ischium entspringt und sich mit seinem unteren Ende teils an der Sehne des Musculus caudofemoralis, teils an dem oberhalb vom Trochanter quartus liegenden Kamme des Femur ansetzt. Aus dem Vorhandensein des Trochanter quartus und der ober ihm liegenden Leiste am Femur von Iguanodon (Fig. 306) konnte DOLLO schon im Jahre 1883 den Nachweis führen, daß diese Muskeln, die bei der Lokomotion der

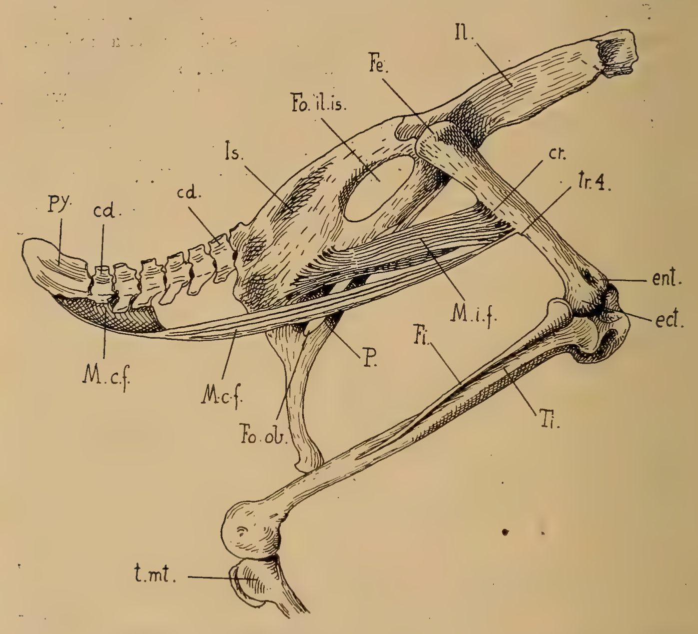


Fig. 309. Ansatzstellen von Muskeln am „vierten Trochanter" des Femur einer Hausente (Anas boschas). Becken und Hinterextremität von rechts gesehen.
cd. = Caudalwirbel. *cr.* = Crista epitrochanterica. *ect.* = Ectocondylus. *ent.* = Entocondylus. *Fe.* = Femur. *Fi.* = Fibula. *Fo. il. is.* = Foramen ilio-ischiadicum. *Fo. ob.* = Foramen obturatorium. *Il.* = Ilium. *Is.* = Ischium. *M. c. f.* = Musculus caudofemoralis. *M. i. f.* = Musculus ischiofemoralis. *P.* = Pubis. *py.* = Pygostyl. *Ti.* = Tibia. *t. mt.* = Tarsometatarsus. *tr. 4.* = Trochanter quartus. (Nach L. DOLLO, umgezeichnet.)

Vögel eine wichtige Rolle spielen, auch bei Iguanodon in derselben Ausbildung vorhanden gewesen sein müssen. Werden die Dinosaurier in derselben Weise genauer untersucht sein, so wird sich vielleicht das Problem sehr einfach lösen, das in der so verschiedenen Ausbildung des Beckens der Ornithischier und der Dinosaurier liegt.

Daß die Bedeutung des Schwanzes bei den Dinosauriern und bei den Ornithischiern eine verschiedene gewesen sein muß, erhellt

übrigens auch aus dem Auftreten von Sehnenverknöcherungen zu beiden Seiten der Dornfortsätze der Wirbelsäule bei den Ornithischiern, während bei den Dinosauriern keine derartigen Erscheinungen zu beobachten sind. Ließ auch das Geflecht der verknöcherten Sehnen immerhin noch einen gewissen Grad von Biegsamkeit der Wirbelsäule zu, so war doch die Bewegungsfähigkeit der Wirbel untereinander zweifellos weit geringer als in der Wirbelsäule der Dinosaurier. Die Verknöcherung der Sehnen ist bei den verschiedenen Exemplaren der 29 Iguanodonten von Bernissart in verschieden hohem Grade ausgebildet und unterlag zweifellos individuellen Schwankungen.

Die hinteren Gliedmaßen sind insoferne hoch spezialisiert, als nur drei funktionelle Zehen vorhanden sind; das zweite, dritte und vierte Metatarsale sind sehr kräftig, das erste ist bis auf einen kurzen, griffelförmigen Knochen reduziert, der keine Phalangen trägt. Der zweite Zehenstrahl umfaßt 3, der dritte 4, der vierte 5 Phalangen (Fig. 311). Es ist also hier die von den Vorfahren ererbte Phalangenzahl rein erhalten geblieben, ebenso wie im Hinterfuß der Vögel, deren drei Laufzehen die gleiche Phalangenzahl aufweisen. Dieses Merkmal darf nicht als Beweis für eine engere Verwandtschaft mit den Vögeln ausgelegt werden, sondern nur als Beweis für die Herkunft von gemeinsamen Vorfahren, die in weit zurückliegender Zeit Schieblauffüße besaßen, in denen der vierte Zehenstrahl der längste war und die größte Phalangenzahl aufwies; die gemeinsamen Vorfahren der Ornithischia und der Vögel, ebenso die der Dinosaurier, hatten einen Fußbau, wie wir ihn noch in voller Reinheit bei den Lacertiliern erhalten haben, deren Gliedmaßen seit der Abzweigung von den Stegocephalen stets die gleiche Funktion besessen und niemals ein anderes Anpassungsstadium durchlaufen haben. Da jedoch der Hinterfuß von Iguanodon zu einem Schreit- und Lauffuß geworden ist, so ist die mittlere, dritte Zehe verstärkt worden, während die beiden Nachbarzehen etwas verkürzt worden sind, die vierte stärker als die zweite, ohne daß jedoch die von den Vorfahren ererbte Phalangenzahl eine Änderung erfahren hätte.

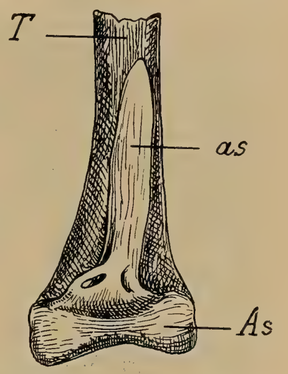


Fig. 310. Unteres Ende der Tibia eines jungen afrikanischen Straußes (Struthio camelus). *T* = Tibia, *As* = Astragalus, *as* = aufsteigender Ast des Astragalus. (Nach L. DOLLO.)

Eine weitere auffallende und wesentliche Ähnlichkeit zwischen Iguanodon und den Vögeln besteht in der Auflösung des Tarsus

als eines selbständig funktionierenden Gliedmaßenabschnittes. Bei den Vögeln wird der Tarsus in zwei Teile zerlegt, in einen oberen, der mit der Tibia verschmilzt und in einen unteren, der mit dem Metatarsus vereinigt erscheint. Man spricht daher von einem „Tibiotarsus“ (Fig. 310) und einem „Tarsometatarsus“.

Auch bei Iguanodon finden wir ähnliche Verhältnisse wie bei den Vögeln. Astragalus und Calcaneus sind fest mit der Tibia und Fibula verbunden und können keine selbständige Bewegung ausführen; der untere Abschnitt des Tarsus, der Mesotarsus, ist zu drei sehr niederen Platten umgeformt, die zwar noch von den drei Meta-

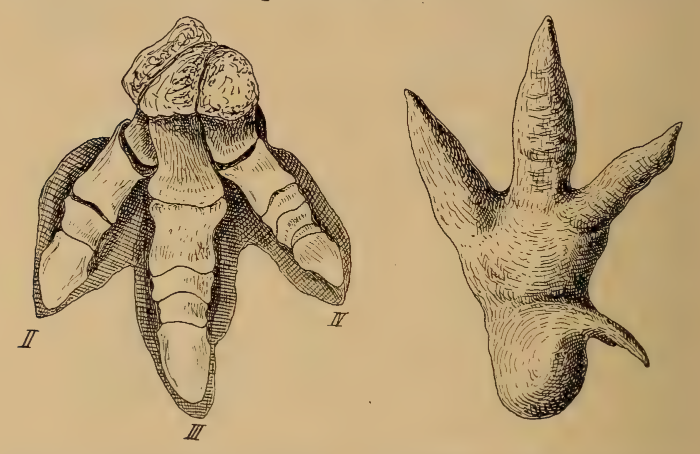


Fig. 311. Links: Fährte von Iguanodon, mit hineingestelltem Fußskelett von Iguanodon Mantelli, Owen; erstere aus dem Wealden von Hannover, letzteres aus dem Wealden von Bernissart (Belgien). *II—IV* = zweite bis vierte Zehe. (Nach L. Dollo, 1883.) Rechts: Ausguß der Fährte eines theropoden Dinosauriers (Megalosaurus?) aus dem Wealden von Bückeburg in Nordwestdeutschland. Gezeichnet mit Benützung einer Originalskizze von M. Ballerstedt, 1915). Die Länge dieses Fußspurausgusses beträgt 71 cm. — Die kleine, nach hinten gewendete Zehe ist die Großzehe (Hallux), die im Schwinden begriffen ist.

tarsalien getrennt sind, aber gleichfalls keine Rolle mehr bei der Beugung des Fußes spielen (Fig. 306).

Auch die Richtung der Mittelfußknochen von Iguanodon erinnert in hohem Grade an die Verschiebung der Achsen dieser Knochen, die wir bei den Vögeln beobachten können. Der mittlere (Metatarsale III) steht nicht so steil wie die Nachbarmetapodien (II und IV), sondern ziemlich schräge, so daß sein Unterende weiter vorsteht und sein Oberende weiter zurückspringt als das der Nachbarknochen. Wir finden diese Achsenverschiebung der Metatarsalia bei den Laufvögeln sehr stark ausgeprägt, und sie steht allem

Anschein nach mit der Entwicklung der dritten Zehe zu einer Laufzehe in engstem Zusammenhang.

Die hinteren Gliedmaßen von Iguanodon sind zur springenden Fortbewegung ganz ungeeignet gewesen; die Tiere bewegten sich meist schreitend, zuweilen auch laufend fort, wie die zahlreichen Fährten beweisen, die wir aus den Wealdenbildungen Englands und Hannovers kennen; da das Fußskelett von Iguanodon Mantelli genau in eine dieser Fährten hineinpaßt (Fig. 311), so konnte L. DOLLO den überzeugenden Nachweis dafür erbringen, daß diese Fährten von Iguanodonten herrühren. Eine Fährtenplatte aus dem Wealden von Hastings in England zeigt verschiedenartige Fährtentypen von Iguanodon, die zuerst (1905) von L. DOLLO (1, h) gedeutet und später

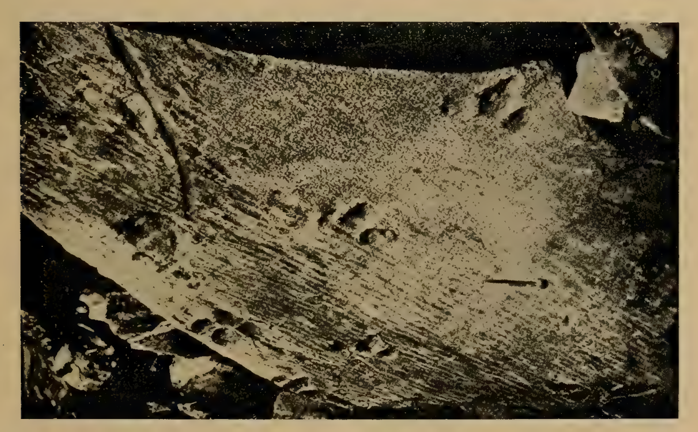


Fig. 312. Iguanodonfährten aus dem Wealden von Hastings, England. Nach einer Photographie von C. DAWSON. (Nach M. BALLERSTEDT, 1914.)

von E. STECHOW (1909) und M. BALLERSTEDT (1914) neuerlich untersucht worden sind. Der Letztgenannte hat den Nachweis zu erbringen versucht, daß der längliche Eindruck auf dieser Fährtenplatte, wie ihn die von C. DAWSON aufgenommene Photographie (Fig. 312) zeigt, nicht von dem Schwanze eines in Ruhestellung befindlichen Iguanodon herrührt, sondern den Eindruck eines Astes darstellt (8). Die Untersuchung und Deutung der verschiedenen Fährten aus den Wealdenbildungen Hannovers, die von M. BALLERSTEDT neuerlich in Angriff genommen worden ist und wichtige Aufschlüsse verspricht, wird uns hoffentlich über manche noch offen gebliebene Fragen der Lokomotion der Iguanodonten Klarheit verschaffen.

Die Hand hat bei Iguanodon eine sehr eigentümliche Spezialisation erfahren, die bei keinem anderen Dinosaurier in dieser Form

bekannt ist. Die drei mittleren Finger (der zweite, dritte und vierte) sind wenig spezialisiert; bei Iguanodon Mantelli sind die Metacarpalia dieser drei Finger sehr schlank und lang, bei Iguanodon bernissartensis kürzer und stärker, wie denn überhaupt die Hand der letzteren Art breiter und plumper ist. Der Daumen umfaßt ein sehr niederes, scheibenförmiges Metacarpale, dem sich eine ebenfalls scheibenförmige Grundphalange anschließt; dann folgt eine mächtige, kegelförmige, scharf zugespitzte Endphalange. Die Achse des Daumens steht senkrecht zur Achse des Unterarmes. Wie aus dem Verhalten der zu dünnen Scheiben umgeformten Grundphalange und des ersten Metacarpale hervorgeht, war eine Bewegungsmöglichkeit des Daumens nahezu ausgeschlossen; er muß als Waffe, und zwar als Stichwaffe oder, mit dem der anderen Hand zusammenwirkend, als Kneipzange gebraucht worden sein, wie dies bei den Handstacheln des südamerikanischen Frosches Leptodactylus der Fall ist. Keinesfalls konnte Iguanodon seinen Daumen den übrigen Fingern gegenüberstellen. Trotzdem besaß Iguanodon eine Möglichkeit, mit seiner Hand zu greifen, da der fünfte Finger die Rolle übernommen hat, die sonst in der Greifhand dem Daumen zufällt; er steht stark nach hinten ab, besitzt normale Phalangenform und Phalangenzahl und konnte, wie aus seiner Stellung bei verschiedenen Exemplaren hervorgeht, opponiert, d. h. den übrigen Fingern als Hälfte einer Greifzange gegenübergestellt werden. Die Handwurzelknochen sind zu einer einheitlichen Masse verschmolzen; die beiden Unterarmknochen sind getrennt. Auffallend ist die Hufform der Endphalangen des zweiten und dritten Fingers, die von den Vorfahren ererbt zu sein scheint.

Die Armlänge ist bei Iguanodon Mantelli und bei I. bernissartensis verschieden; bei der ersten Form erreicht der Arm ungefähr die halbe Länge der hinteren Extremität, bei der zweiten Form etwa zwei Drittel derselben.

Das Schulterblatt stand bei Iguanodon nahezu parallel zur Wirbelsäule. Bei der früheren Rekonstruktion des Iguanodon bernissartensis und des I. Mantelli nahm L. Dollo an, daß die Scapula mit der Wirbelsäule einen Winkel von ungefähr 60° bildete, doch hat C. E. Beecher in seiner Rekonstruktion von Trachodon annectens, einem Ornithischier aus der Oberkreide Nordamerikas (Fig. 299, 313), angenommen, daß die Scapula eine ähnliche Lage zur Wirbelsäule eingenommen hat wie dies bei den Vögeln der Fall ist; ich habe diese Stellung in der sonst genau nach der Dolloschen Rekonstruktion kopierten und nur in der Neurapophysenregion unwesentlich abgeänderten Zeichnung des Iguanodon Mantelli zur Darstellung zu bringen versucht. Bei Annahme einer derartigen Stellung

der Scapula zur Wirbelsäule wird die Haltung der Arme als Greifarme leichter verständlich (Fig. 304).

Die Zahl der Wirbel beträgt im Halsabschnitt 10, im Thorax 16, im Lendenabschnitt 2, im Sacrum 6 (bei Iguanodon

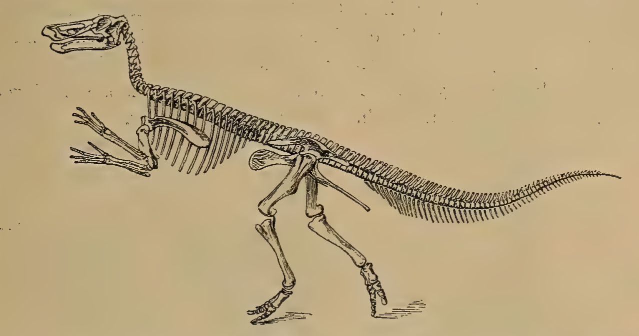


Fig. 313. Rekonstruktion des Skelettes von Trachodon annectens, Marsh, aus der oberen Kreide (Laramie Beds) von Converse County, Wyoming. Die Länge des Tieres beträgt, entlang der Wirbelsäule gemessen, 8,79 m. Original im Museum der Yale University in New Haven, Connecticut. (Nach C. E. BEECHER.) — Vgl. Fig. 299 A u. B.



Fig. 314. Schädel und Hals von Iguanodon bernissartensis aus dem Wealden von Bernissart in Belgien.
(Nach einer Photographie des Musée d'histoire naturelle de Belgique in Brüssel.)

bernissartensis, während bei Iguanodon Mantelli 5 und bei Iguanodon Prestwichi aus dem Wealden Englands 4 Wirbel das Sacrum bilden) und im Schwanzabschnitt 51, zusammen somit 85.

Der Schädel (Fig. 314) weist eine Reihe eigentümlicher Spezialisationen auf. Von der Seite betrachtet (Fig. 315 A), erscheint er sehr hoch; von der Oberseite (Fig. 315 B) erkennt man die starke seitliche Kompression des Schnauzenteils, der dem Schädel den allgemeinen Habitus eines Giraffenschädels verleiht. Nur der Oberkiefer und das Dentale des Unterkiefers tragen Zähne, und zwar stehen gleichzeitig 92 in Funktion; sie stehen in dichten Reihen und werden durch neu angelegte Zahnreihen das ganze Leben hindurch im Bedarfsfalle, d. h. nach ihrer Abnützung, ersetzt. Die oberen

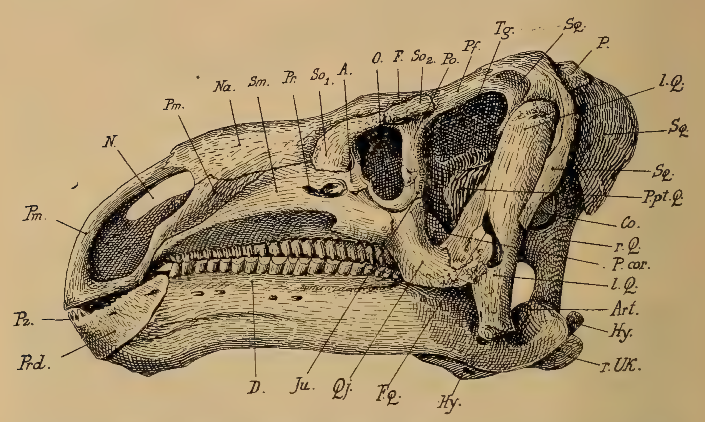


Fig. 315 A. Schädel von Iguanodon bernissartensis, Blgr., aus der unteren Kreide (Wealden) von Bernissart in Belgien. Indiv. (N) des Museums in Brüssel. Ungefähr $^1/_6$ der natürlichen Größe. (Nach L. DOLLO, 1883.)

A. = Adlacrymale. *Art.* = Articulare. *Co.* = Condylus occipitalis. *D.* = Dentale. *F.q.* = Foramen quadrati. *F.* = Frontale. *Hy.* = Hyoideum. *Ju.* = Jugale. *N.* = Nasenöffnung. *Na.* = Nasale. *O.* = Orbita. *P.* = Parietale. *Pm.* = Praemaxillare. *Pf.* = Postfrontale. *Po.* = Postorbitale. *Prd.* = Praedentale. *Pr.* = Praeorbitalöffnung. *P. cor.* = Processus coronoideus. *P. pt. Q.* = Processus pterygoideus quadrati. *Pz.* = Zacken auf dem Praedentale. *r. Q.* = rechtes, *l. Q.* = linkes Quadratum. *Q. j.* = Quadratojugale. *r. Uk.* = rechter Unterkiefer, infolge der Verdrückung des Schädels sichtbar. *Sm.* = Supramaxillare. So_1, So_2 = vorderes und hinteres Supraorbitale. *Sq.* = Squamosum. *Tg.* = untere Temporalgrube.

Zähne sind auf der Außenseite gerieft, auf der Innenseite glatt; die unteren sind auf der Außenseite glatt und auf der Innenseite gerieft (Fig. 316). Die zwei bis drei Reihen von ausgebildeten Ersatzzähnen sind vom Zahnfleisch umhüllt gewesen. Die dichtgedrängte Stellung der Zähne (Fig. 317) und ihre einheitliche Kaufläche beweist zur Genüge, daß Iguanodon ein Pflanzenfresser gewesen sein muß; dies erhält eine weitere Bestätigung durch die Zahnlosigkeit der Zwischenkiefer und des Vorderendes des Unterkiefers, der von einem selbstständigen Skelettelement, dem Praedentale, gebildet wird, dessen

Rand scharfe Zacken trägt. Die Vorderenden der Schnauze waren aller Wahrscheinlichkeit nach mit einem Hornschnabel überkleidet. L. DOLLO hat auf die eigentümliche Bildung des Unterkiefers aufmerksam gemacht, die in einer ovalen Durchtrittsöffnung für die Zunge besteht (9); die Zunge ist daher wahrscheinlich zylindrisch und langgestreckt gewesen und dürfte als Greifzunge gedient haben, wie sie die Giraffen besitzen. Die Nahrung der Iguanodonten hat wohl in Zweigen und Sprossen von Araukarien und Koniferen bestanden; zahlreiche Zapfen und Nadeln von Koniferen in den Wealdenbildungen Belgiens beweisen, daß zu dieser Zeit Nadelholzwaldungen einen Teil des Gebietes bedeckten, in dem die Iguanodonten lebten.

Die Vorfahren der Iguanodonten sind zweifellos Raubtiere gewesen. Es hat sich also innerhalb des Reptilienstammes ein ähnlicher Wechsel der Nahrungsweise vollzogen wie bei den Säugetieren in späterer Zeit. Bei diesen sind jedoch verschiedene Einrichtungen im Gebisse entstanden, die der raschen Abkauung bei der Pflanzenkost erfolgreichen Widerstand zu leisten vermögen; die Zahnkronen wurden höher, die ursprünglich in Dreizahl und in Dreieckform angeordneten Kronenhöcker erhielten durch ihre Umformung zu Kämmen, Jochen und Leisten die Fähigkeit, der raschen Abkauung entgegenzuwirken, und dies wurde durch die Entstehung von Schmelzfalten, neuen Höckern und Pfeilern in der Tiefe der Täler zwischen den Zahnjochen sowie durch die Ausfüllung aller Vertiefungen durch Zahnzement unterstützt, wie wir dies bei den Säugetieren der Bridgerzeit besprochen haben (vgl. S. 267).

Fig. 315 B. Derselbe Schädel wie in Fig. 315 A, von oben gesehen. Rekonstruktion auf Grundlage der Abbildungen von L. DOLLO. (Aus O. ABEL, die Stämme der Wirbeltiere, 1919.) Abkürzungen wie in Fig. 315 A, außerdem noch: *F. + F.* = die beiden verwachsenen Frontalia. *Na. + Na.* = die beiden verwachsenen Nasalia. *pr. par. Sq.* = Processus paroccipitalis des Squamosums. *pr. praeq. Sq.* = Processus praequadraticus des Squamosums. *pr. sq. Par.* = Processus squamosalis des Parietale.

Die Ornithischier haben keine Zahnformen aufzuweisen, die sich den Mahlzähnen der herbivoren Säugetiere an die Seite stellen ließen. Bei den Kalodontiden, zu denen die Iguanodonten gehören, wurde die Pflanzennahrung hauptsächlich zerschnitten, bei den Trachodontiden dagegen zermahlen (10). Im ersten Falle entstanden Einrichtungen wie Schmelzrippen und Schmelzleisten sowie eine sägeartige Zähnelung der Zahnschneiden, im zweiten Falle blieben die Zähne einfach gestaltet, und der allzu raschen Abkauung wurde dadurch entgegengearbeitet, daß die gleichzeitig in Funktion stehenden Zahnreihen eine Vermehrung erfuhren, so daß ein „Zahnpflaster" entstand. Wie F. v. Nopcsa (1915) hervorhob, fand die Umformung der Mahlzähne der herbivor werdenden und sich weiter an diese Nahrungsweise anpassenden Säugetiere dadurch statt, daß die Struktur

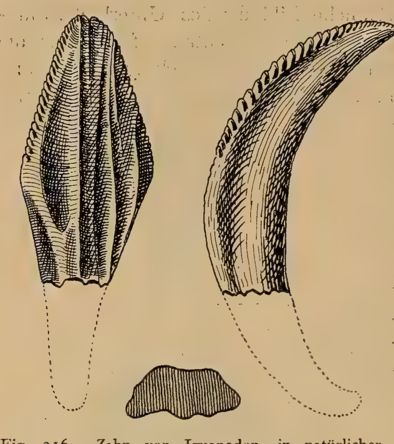


Fig. 316. Zahn von Iguanodon, in natürlicher Größe. — Links: von innen gesehen (vgl. Fig. 317); rechts: von der Seite gesehen; unten: Querschnitt an der Stelle der größten Breite des Zahns. (Nach L. Dollo.)

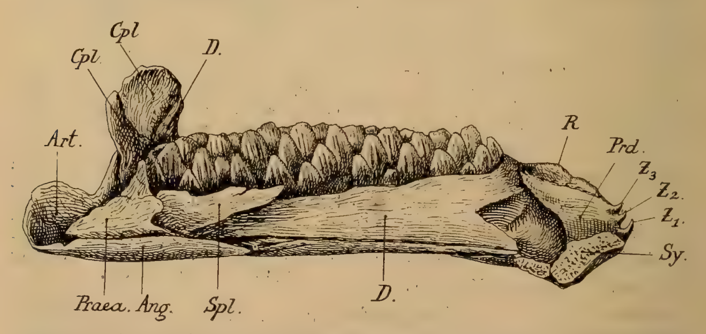


Fig. 317. Linker Unterkiefer von Iguanodon bernissartensis, Boulenger, von innen gesehen. Wealden von Bernissart in Belgien. — Individ. (3 A 3) der Serie des Museums in Brüssel. Stark verkleinert. — (Nach L. Dollo, 1883; Deutung des Praearticulare nach Ch. W. Gilmore, 1909. Aus O. Abel, „Die Stämme der Wirbeltiere", 1919.)

Ang. = Angulare. *Art.* = Articulare. *Cpl.* = Complementare. *D.* = Dentale. *Praea.* = Praearticulare. *Prd.* = Praedentale. *R.* = Kieferrand. *Spl.* = Spleniale. *Sy.* = Symphyse des Unterkiefers. Z_1—Z_3 = Zacken des Praedentale, die wahrscheinlich mit Hornkappen überzogen gewesen sind.

und der Bau der Zahnkronen der allzu raschen Abkauung einen im Laufe der Stammesgeschichte immer stärker werdenden Widerstand entgegensetzte, während die Ornithischier den nachteiligen Folgen der raschen Zahnabnützung dadurch zu begegnen suchten, daß der Zahnschmelz einseitig reduziert und der Ausfall an Zahnwiderstand durch rascheren Zahnersatz, also durch die Bildung neuer Ersatzzahnreihen, ausgeglichen wurde. Im Vergleiche zu den überaus leistungsfähigen Gebissen der Huftiere sind die Gebisse der Ornithischier vom mechanischen Standpunkte aus als unvorteilhaft spezialisiert zu bezeichnen. Da es sich aber auch in diesem Falle um eine Reaktion des Organismus auf äußere Reize handelt, so ist NOPCSA wohl im Rechte, wenn er diese Reaktionsform des Ornithischiergebisses mit jenen Erscheinungen in Parallele zu bringen sucht, die ich als verfehlte Anpassungsrichtungen bezeichne und für welche die verschiedenen Gebißtypen der Säugetiere, deren Unterschiede wir bei Besprechung der Bridgerfauna erörtert haben, ein Beispiel bilden (S. 269).

Eine Frage, die schon wiederholt aufgetaucht ist, aber noch immer keine vollkommen befriedigende Lösung gefunden hat, ist die nach den Unterschieden der beiden im Wealden von Bernissart auftretenden Formen, die als Iguanodon Mantelli und Iguanodon bernissartensis unterschieden werden.

Iguanodon Mantelli ist zwar kleiner als die zweite Form, kann aber keinesfalls als Jugendform der größeren Type angesehen werden, da gegen eine solche Annahme schwerwiegende morphologische Gründe sprechen. Die genannten Unterschiede sind (nach L. DOLLO, 1882) aus folgender Tabelle ersichtlich:

Merkmale:	Iguanodon Mantelli:	Iguanodon bernissartensis:
Schädellänge im Verhältnis zur Schädelbreite	3 : 1	2 : 1
Länge der Nasenöffnungen im Verhältnis zur Unterkieferlänge	2 : 3	1 : 3
Temporalgrube	reduziert	breit, groß
Länge der Scapula im Verhältnis zu ihrer Breite	8 : 1	6 : 1
Länge der Arme im Verhältnis zu den Hinterbeinen	1 : 2	2 : 3
Hand	schmal, lang	breit, plump
Zahl der Sakralwirbel	5	6

Merkmale:	Iguanodon Mantelli:	Iguanodon bernissartensis:
Processus pseudopectinealis	breit, hackenförmig, zart	schmal, gleichmäßig breit, kräftig
Länge des präacetabularen Abschnittes des Iliums im Verhältnis zu dessen Gesamtlänge	1 : 2	1 : 3
Trochanter quartus	in der Mitte des Femurs	im unteren Drittel des Femurs
Größter Durchmesser der Orbita	horizontal	vertikal
Daumensporn	klein	sehr groß
Femurlänge im Verhältnis zur Tibialänge	100 : 93	100 : 78
Neurapophysen der Dorsalwirbel und der vorderen Kaudalwirbel	relativ lang	niederer als bei I. Mantelli

F. NOPCSA hat (1918) den Nachweis zu führen versucht (3), daß die beiden Formen, die bisher als Arten unterschieden wurden, nur Männchen und Weibchen derselben Spezies darstellen. L. DOLLO ist schon 1882 dieser Frage näher getreten und hat sie dahin beantwortet, daß die Unterschiede der beiden Formen nicht auf sexuelle Differenzen zurückzuführen seien, sondern tiefer liegen, und daß daran festzuhalten sei, daß Iguanodon Mantelli und Iguanodon bernissartensis zwei verschiedene Arten darstellen. Zweifellos bestehen, worauf schon Ch. DARWIN in seinem Werke „The Descent of Man" hingewiesen hat, zwischen den beiden Geschlechtern bei Reptilien große Unterschiede, die besonders bei den Chamaeleoniden stark in die Augen fallen; hier treten bei den Männchen (z. B. bei Chamaeleo Oweni und Ch. bifurcus) auf dem Schädel Hornzapfen auf, die in Form und relativer Größe sehr an die Schädelzapfen der Ceratopsiden erinnern und die den Weibchen entweder vollständig fehlen (bei Chamaeleo Oweni) oder nur in orimentärem Zustande (bei Chamaeleo bifurcus) vorhanden sind. Daß auch bei Vögeln weitgehende sekundäre Geschlechtsunterschiede im Schädelbau (Schädelkämme) vorhanden sind und daß die Männchen durch Spornbildungen usw. von den Weibchen unterschieden sind, ist allgemein bekannt. Die Körpergröße ist entweder in beiden Geschlechtern gleich (Nachtraubvögel, Papageien, Tauben, Kukuke, Singvögel), oder das Männchen ist größer (Strauße, Gänse, Störche, Hühner, Sturmvögel, Krähen, Racken), oder das Weibchen ist größer (Serpentarius, Apteryx, Tagraubvögel). Im Skelettbaue unterscheidet sich der Haushahn von der Haushenne durch relativ kleineres Ilium und durch im allgemeinen schmäleren Körperbau sowie die geringere Höhe und Länge des hinteren Brust-

korbabschnittes. In den Gliedmaßen macht sich der geschlechtliche Unterschied durch längeren Metatarsus, kürzere Zehen und kürzere Ulna bemerkbar.

F. von Nopcsa (3) hat darzulegen versucht, daß Iguanodon Mantelli das Männchen, Iguanodon bernissartensis das Weibchen derselben Art darstellt. Er hat versucht, die für diese beiden Formen durchgeführte sexuelle Scheidung auch auf eine Reihe anderer Dinosaurier auszudehnen und möchte Camptosaurus dispar, Saurolophus Osborni, Hypacrosaurus altispinus, Corythosaurus casuarius als Männchen, Camptosaurus depressus, Camptosaurus Browni, Trachodon annectens als Weibchen bezeichnen. Auch „Claosaurus" ist nach Nopcsa ein Männchen (11).

Wenn auch durch diese Untersuchungen die Frage nach den sexuellen Unterschieden der Dinosaurier, wobei die Form der Beckenelemente eine wichtige Rolle spielt, wesentlich gefördert worden ist, so scheint sie mir doch einstweilen nicht entschieden zu sein; es sind jedenfalls noch fortgesetzte Untersuchungen darüber erforderlich, ob das Ausmaß der zwischen Iguanodon Mantelli und I. bernissartensis zu beobachtenden Unterschiede nicht doch zu groß ist, um gegen eine Deutung zu sprechen, wie sie von Nopcsa befürwortet worden ist.

Wenn wir an das Problem der Rekonstruktion von Iguanodon herantreten, so haben wir zunächst folgendes zu beachten. Obwohl nicht weniger als 29 Exemplare von Iguanodon in den Wealdentonen von Bernissart gefunden worden sind, so fehlt doch bis jetzt jede Spur von knöchernen Hautschildern oder Panzerplatten. Daraus darf wohl der Schluß gezogen werden, daß solche Bildungen bei Iguanodon gefehlt haben. Wahrscheinlich hat die Haut dieser Ornithischier eine ähnliche Struktur wie die von Trachodon besessen.

Weiter müssen wir uns die prinzipielle Frage vorlegen, wie wir uns die Muskelumhüllung der Gliedmaßen vorzustellen haben. Meist werden die Dinosaurier und Ornithischier derart rekonstruiert, daß für die Gliedmaßen eine starke Muskulatur angenommen wird und daraus ergibt sich dann meist ein unnatürliches, weil zu plumpes Aussehen dieser Formen, das namentlich bei den zweibeinigen Typen einen sehr störenden Eindruck macht. Wir wissen heute, daß sowohl die Dinosaurier wie die Ornithischier in vielen Merkmalen außerordentlich vogelähnlich sind, soweit dies aus dem Vergleiche der Skelette hervorgeht. Dies ist nicht nur die Folge einer engeren Verwandtschaft, sondern auch einer gleichartigen Lokomotion. Wenn wir im Fußbaue zwischen Vögeln und Ornithischiern eine so weitgehende Übereinstimmung nachweisen konnten, so muß dieselbe auch im allgemeinen Habitus zum Ausdrucke gekommen sein. Da

die Dinosaurier ebenso wie die Ornithischier keine Federn besessen haben, so muß ihr Aussehen ein ähnliches gewesen sein wie das eines gerupften Laufvogels mit außerordentlich mageren, nur von Sehnen und Haut umkleideten Metatarsen, und auch der Unterschenkel wird wohl dasselbe Bild wie bei einem Laufvogel geboten haben. Versuchen wir es, Iguanodon nach diesem Prinzipe zu rekonstruieren, so wird sich dieses Bild wesentlich von den meisten bisherigen Rekonstruktionen unterscheiden, die ein Tier mit überaus plumpen und schwerfälligen Gliedmaßen darstellen. Wir werden ferner nicht vergessen dürfen, daß Iguanodon ebenso wie die vielen anderen herbivoren Typen unter den Ornithischiern und Dinosauriern ein anderes Aussehen besessen haben dürfte wie die



Fig. 318. Rekonstruktion des Lebensbildes von Iguanodon bernissartensis, Boulenger: Zwei Tiere in schnellem Laufe dargestellt. (Nach G. HEILMANN.)

karnivoren Vertreter der Dinosaurier, und daß der Bauch verhältnismäßig stark entwickelt gewesen sein muß. Die weitaus beste der bisherigen Rekonstruktionen von Iguanodon ist die von G. HEILMANN (12) entworfene, in der zwei Exemplare von Iguanodon bernissartensis auf der Flucht dargestellt sind. Hier ist die Fußform in sehr glücklicher Weise der Fußform der schweren Laufvögel angenähert worden (Fig. 318).

Einem so gewaltigen Tiere wie einem erwachsenen Iguanodon konnten kleinere Raubtiere im Wald und Sumpf, wie Krokodile, kaum gefährlich werden. Nur die großen Raubdinosaurier waren zweifellos auch für die Iguanodonten furchtbare Gegner und wenn

sie sich auch gegen kleinere Vertreter dieser räuberischen, wie die Iguanodonten zweibeinig schreitenden und laufenden, zuweilen auch springenden Theropoden durch die Daumendolche erfolgreich verteidigt haben dürften, so haben doch neben den kleineren Theropoden auch riesenhafte Räuber gelebt, wie die bisher nur aus Nordamerika bekannten Arten der Gattungen Antrodemus und Ceratosaurus oder der etwas kleinere Megalosaurus. Daß Megalosaurus (Fig. 319) in derselben Gegend gelebt hat wie Iguanodon, geht aus dem Funde eines einstweilen vereinzelt gebliebenen Zahnes dieses Raubdinosauriers hervor (13), dessen Zugehörigkeit zu dieser Reptilgruppe außer Frage steht. Bleiben die erwachsenen Nashörner und Elefanten Afrikas heute von den Angriffen der großen Raubtiere und selbst des Löwen verschont, so werden wir dies für die Iguanodonten kaum annehmen dürfen, da die Körpergröße der Raubdinosaurier in der unteren Kreidezeit eine sehr beträchtliche ist und die Gesamtlänge etwa 10 m erreicht hat.

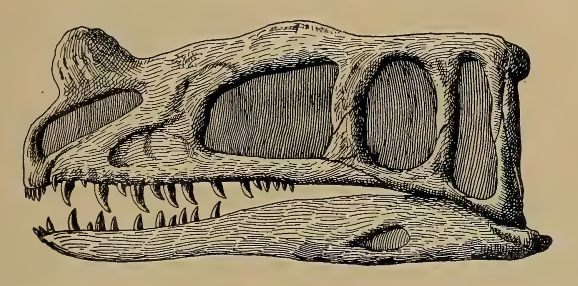


Fig. 319. Rekonstruktion des Schädels von Megalosaurus Bradleyi, A. Smith Woodward, aus dem Dogger (Great Oolithe) von Minchinhampton (Gloucestershire), in $^1/_6$ der natürlichen Größe. (Originalzeichnung.)

Die Hände dieser Räuber waren zu Enterhaken umgestaltet; von den drei noch erhaltenen Fingern — der fünfte ist verloren gegangen und der vierte rudimentär — trägt der Daumen eine mächtige Krallenphalange, die auf das Vorhandensein einer großen, scharfen, gekrümmten Kralle schließen läßt; der zweite, etwas schwächere Finger war der längste der drei erhaltenen und funktionellen Finger; der dritte war kurz und schwach, trug aber ebenso wie der zweite noch eine große Kralle (Fig. 320). Bei dem Angriff eines Megalosaurus oder Antrodemus, der sich mit den scharfen Krallen in den Körper seines Opfers einhieb und mit seinen mächtigen, scharfbewehrten Kiefern einbiß, wird wohl auch einem so gewaltigen Tier wie Iguanodon kaum ein Entrinnen möglich gewesen sein, wenigstens nicht auf festem Boden.

Die großen Sauropoden des europäischen Wealden, wie Morosaurus, waren ausgesprochene Sumpftiere wie ihre nordamerikanischen Verwandten Brontosaurus, Diplodocus und Brachiosaurus, die wahrscheinlich den größten Teil ihres Lebens in den Sümpfen und Seen zubrachten und eine Lebensweise wie die Flußpferde geführt haben dürften. Hier waren die schwerfälligen Riesen vor Angriffen von Raubdinosauriern sicher und nur selten mag der eine oder andere bei seinen kurzen Landgängen dem Angriffe eines Antrodemus oder Ceratosaurus zum Opfer gefallen sein.

Die jungen Iguanodonten sind wahrscheinlich weit beweglichere und flüchtigere Tiere gewesen wie die erwachsenen (14). Das vollständige Fehlen jugendlicher Formen in den Schichten von Bernis-

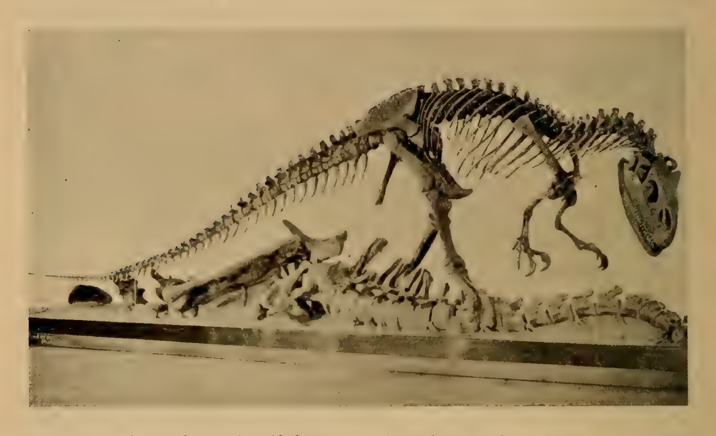


Fig. 320. Rekonstruktion des Skelettes von Antrodemus valens, Leidy (= Allosaurus fragilis, Marsh), aus den Morrison Beds von Wyoming. Original im American Museum of Nat. Hist. New York. (Nach einer Photographie des Amer. Mus. Nat. Hist.)

sart ist eine auffallende und ebensowenig aufgeklärte Erscheinung wie das Fehlen jugendlicher Exemplare der großen Sauropodengattungen der nordamerikanischen Atlantosaurus-Beds. Es ließe sich das gänzliche Fehlen jugendlicher Tiere höchstens dadurch erklären, daß die Skelette der alten Tiere von Exemplaren herrühren, die an Altersschwäche verendet sind und daß die jungen, soweit sie den Angriffen der Raubdinosaurier erlagen, von diesen restlos verzehrt worden sind. Vollkommen befriedigend ist diese Erklärung freilich nicht. Indessen scheint mir auch kein zwingender Grund für die Annahme vorhanden, daß die jungen Iguanodonten deswegen in den Wealdenbildungen von Bernissart fehlen, weil sie sich der Hochwasserkatastrophe, die man bisher als die Todesursache der 29 Iguano-

donten von Bernissart anzunehmen pflegte, durch Flucht zu entziehen vermochten, während die schwerfälligen alten Tiere nicht entrinnen konnten. Wir werden später auf die Lösung der Frage zurückkommen, unter welchen Bedingungen die Ablagerung der Iguanodontenleichen von Bernissart zustande gekommen sein dürfte.

Ein kleiner Ornithischier des englischen Wealden, der bisher in Bernissart noch nicht gefunden wurde, ist Hypsilophodon Foxi (15) von der Insel Wight. Die Hand dieses Ornithischiers (Fig. 321) ist

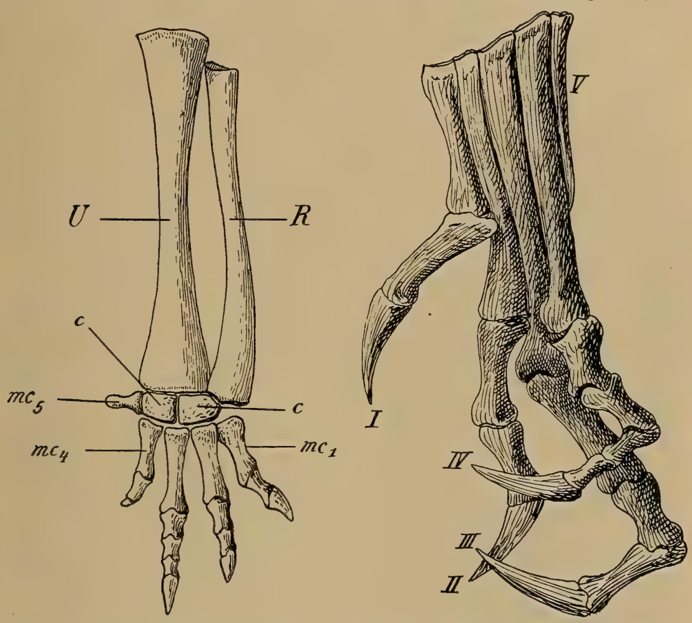


Fig. 321. Rechte Hand von Hypsilophodon Foxi, Huxley, ein arborikoler, d. i. baumbewohnender Ornithischier aus dem Wealden der Insel Wight. $^3/_4$ der natürlichen Größe. *U* = Ulna, *R* = Radius, *c*, *c* = Carpalia, *mc* = Metacarpalia. (Nach O. Abel, 1911.)

Fig. 322. Rechter Hinterfuß eines arborikolen, orthopoden Ornithischiers aus dem Wealden der Insel Wight: Hypsilophodon Foxi, Huxley. — Kombiniert nach mehreren Exemplaren des Brit. Mus. Nat. Hist. London, namentlich auf Grundlage des Originals von Hulke. — $^3/_4$ der natürlichen Größe. (Nach O. Abel, 1912.)

ganz anders gebaut als die von Iguanodon; hier finden wir die drei vorderen Finger in normalem Längenverhältnis und ohne die für die Dinosaurier bezeichnende Verstärkung des Daumens und Verlängerung des zweiten Fingers. Die drei vorderen Finger tragen kleine Krallen. Der vierte Finger ist rudimentär und besitzt nur mehr zwei Phalangen statt der für primitivere Reptilien allgemein gelten-

den Fünfzahl im vierten Fingerstrahl; vom fünften Finger ist nur ein kümmerliches, stummelartiges Rudiment des Metacarpale übrig geblieben. Daraus ergibt sich mit voller Klarheit, daß Hypsilophodon einer von Iguanodon vollkommen verschiedenen Entwicklungsreihe der Ornithischier angehört; es kann nicht sein Vorfahre sein, da ja bei ihm der vierte und fünfte Finger rudimentär geworden sind, und es kann auch nicht sein Nachkomme sein, da die drei funktionellen Finger viel einfacher und primitiver als bei Iguanodon gebaut sind.

Sehr eigenartig ist der Hinterfuß von Hypsilophodon Foxi gebaut (Fig. 322). Die Großzehe konnte den übrigen Zehen gegenübergestellt werden, und da keine Spur der sonst bei Dinosauriern und Ornithischiern zu beobachtenden Reduktionserscheinungen an der Großzehe zu beobachten ist, so dürfen wir wohl annehmen, daß Hypsilophodon Foxi ein Baumtier gewesen ist. Diese Auffassung, die ich 1912 zu begründen versucht habe, hat G. HEILMANN in seiner Rekonstruktion des Tieres zum Ausdrucke gebracht. Daß in der Region der Schwanzwirbel die Neurapophysen von verknöcherten Sehnen überzogen sind, beweist, daß Hypsilophodon seinen Schwanz nicht als Greiforgan und Kletterorgan benützt haben kann, wie dies sonst bei arborikolen Tieren so häufig zu beobachten ist; wir werden vielleicht an die Rolle denken dürfen, die der Schwanz bei manchen baumbewohnenden Geckonen spielt, bei denen er gleichfalls nicht als Greifschwanz funktioniert.

Weitere Studien haben mich zu der Überzeugung geführt, daß Hypsilophodon Foxi zwar sicher arborikol gewesen ist, aber diese Lebensweise nicht seit der Zeit der Entstehung der Ornithischier aus arborikolen Vorfahren (16) beibehalten hat, sondern sekundär, nach Durchlaufung eines terrestrischen Zwischenstadiums, zur baumbewohnenden Lebensweise übergegangen ist. Die Reduktionserscheinungen, die die Großzehe (Fig. 322) aufweist, lassen sich kaum bei Annahme einer andauernden Arborikolie erklären, sondern nur durch die bereits eingetretene Außerdienststellung während der terrestrischen Lebensweise. Die Rückkehr zur Arborikolie wäre somit ein analoger Fall, wie er uns beim Baumkänguruh (Dendrolagus doreyanus) entgegentritt, und es ist gewiß auffallend, daß sich sowohl bei Dendrolagus wie bei Hypsilophodon im Unterarm (Fig. 321) eine Ausbiegung des Radius vorfindet, die den übrigen Ornithischiern ebenso wie den großen Erdkänguruhs fehlt, die aber allerdings nach A. CARLSSON (17) ebenso bei Aepyprymnus auftritt, wodurch der Zwischenraum zwischen den beiden Unterarmknochen sehr groß wird. Bei Dendrolagus ist dieser Raum sogar noch größer als beim Beutelfuchs (Trichosurus). Bei Macropus liegen Radius und Ulna



Fig. 323. Rekonstruktion des Lebensbildes von Hypsilophodon Foxi, Huxley, aus dem Wealden der Insel Wight. Die Lebensweise dieses Reptils ist der eines Baumkänguruhs wahrscheinlich sehr ähnlich gewesen. (Originalzeichnung.)

dicht aneinander. A. CARLSSON sieht in dieser Erweiterung des Spatium interosseum der beiden Vorderarmknochen eine arborikole Anpassung, und diese Ansicht findet nun durch die Analogie von Hypsilophodon eine Bestätigung. In meiner neuen Rekonstruktion dieses kleinen Ornithischiers (Fig. 323) habe ich die habituelle Ähnlichkeit mit Dendrolagus zum Ausdrucke zu bringen versucht.

Ist auch bis jetzt die merkwürdige Gattung Polacanthus im belgischen Wealden noch nicht gefunden worden, so ist sie doch aus einem Gebiete bekannt, das mit Bernissart zu einem geschlossenen Faunengebiet gehört haben dürfte; wir dürfen daher wohl auch Polacanthus Foxi aus dem Wealden der Insel Wight ebenso wie Hypsilophodon als ein Faunenelement des belgischen Wealdengebietes betrachten, um das Bild der Tierwelt von Bernissart zu vervollständigen und abzurunden.

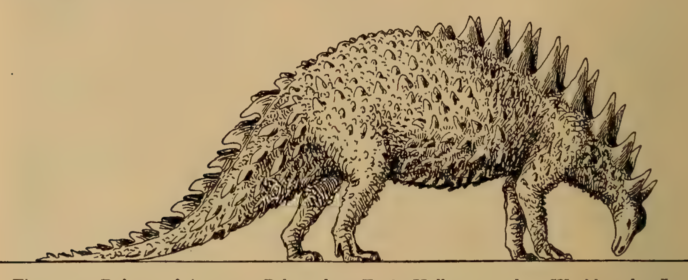


Fig. 324. Rekonstruktion von Polacanthus Foxi, Hulke, aus dem Wealden der Insel Wight. Original im British Museum of Natural History in London. Körperlänge über 4 m (schätzungsweise). (Originalzeichnung.)

Durch die Untersuchungen von R. OWEN, J. W. HULKE, H. G. SEELEY und F. VON NOPCSA (18) wissen wir, daß Polacanthus zusammen mit einigen anderen mehr oder minder schwer bepanzerten Formen eine geschlossene Familie bildet, für welche F. VON NOPCSA den Namen Acanthopholidae aufgestellt hat.

Unter diesen Formen ist neben dem oberkretazischen Struthiosaurus (10) die Wealdengattung Polacanthus gewiß eine der merkwürdigsten (Fig. 324). Der Rücken trägt, unmittelbar hinter dem Schädel beginnend, eine Doppelreihe hoher und spitzer Knochenstacheln, ebenso der Schwanz, wo sie von der Beckenregion an immer niedriger werden. Die Beckenregion selbst ist durch einen massiven, mit Buckeln gepanzerten Knochenschild geschützt, der an die Rückenpanzer der Glyptodonten erinnert. Die Füße sind relativ hoch; die Arme sind leider bis jetzt unbekannt. Der Schädel der Acanthopholiden erinnert in seinem Umriß stark an den eines Vogels;

das Gehirn ist ebenso wie bei diesem in eine kugelige Kapsel eingeschlossen, nur besteht nach F. von Nopcsa, der den Schädel von Struthiosaurus untersucht hat — der Schädel von Polacanthus ist noch unbekannt —, diese Kapsel nicht aus den sonst, auch bei den Vögeln, das Hirn umschließenden Knochen, sondern aus Deckknochen (Squamosa, Postfrontalia und Lacrymalia). Der Condylus liegt auf der Unterseite des Schädels, so daß derselbe auf der



Fig. 325. Der australische Moloch (Moloch horridus Gray) in $^{2}/_{3}$ der natürlichen Größe. (Nach F. Werner)

Wirbelsäule derart aufgesessen sein muß, daß die Schädelbasis mit dem Halse, wie bei den Vögeln, einen rechten Winkel gebildet hat.

Das Bild von Polacanthus kann von dem des lebenden Molochs (Fig. 325) nicht allzuweit verschieden gewesen sein, was die Art der Bepanzerung anbetrifft. Freilich fehlen bei dieser Agame Süd- und Westaustraliens (des Gebietes von Port Augusta am Spencer-Golf) die knöchernen Grundlagen des nur aus Epidermalbildungen bestehenden

Stachelkleides, aber wir werden auch für Polacanthus sowie für alle Angehörigen dieser Familie annehmen dürfen, daß nur die größeren Hautstacheln einen knöchernen Kern besaßen, der uns erhalten blieb, während die übrigen Hornstacheln kleiner gewesen sein dürften. Daß solche vorhanden waren, beweisen die niederen Buckel auf dem Beckenschilde. Wir dürfen daher, ohne unserer Phantasie zu große Freiheit zu gewähren, annehmen, daß zwischen den Reihen großer Stacheln und unterhalb derselben zahlreiche kleine standen, so daß dadurch die Gesamterscheinung der des lebenden Molochs sehr ähnlich gewesen sein mußte. Ebenso wie dieser Agamide, der in Sandgegenden lebt und sich hauptsächlich von Ameisen, vielleicht



Fig. 326. Die mexikanische Krötenechse (Phrynosoma cornutum Harl.), in ¾ natürlicher Größe. (Nach A. BREHM.)

auch, wenn diesbezügliche Angaben richtig sind, von Pflanzenstoffen ernährt, ein sehr harmloses Tier ist, das in seinem Stachelkleide einen trefflichen Schutz besitzt, so ist wohl auch Polacanthus ein herbivores Tier gewesen, wie aus den Zähnen seiner Verwandten, Stegopelta, Struthiosaurus und Stegoceras, hervorgeht. Die Arme von Polacanthus werden wir nach NOPCSA (1917) von annähernd gleicher Länge wie die Hinterbeine anzunehmen haben. Die Gliedmaßen standen wahrscheinlich steil, so wie dies ja auch bei den noch viel schwerer gepanzerten Stegosauriern der Fall ist; während jedoch diese (z. B. Stegosaurus ungulatus) kurze Arme und viel längere Beine besaßen und das Körpergewicht so bedeutend war,

daß die Hände und Füße, wie ich dies schon vor längerer Zeit darzulegen versucht habe, ein Sohlenpolster wie die Proboscidier besessen haben dürften, werden wir ein solches Sohlenpolster für Polacanthus nicht unbedingt annehmen müssen. Der Bau der Gliedmaßen beweist klar, daß wir in den Acanthopholiden die Nachkommen bipeder Ahnen zu erblicken haben, die sekundär quadruped geworden sind.

Die bisherigen Rekonstruktionen von Polacanthus und Struthiosaurus durch F. Nopcsa und J. Walther bringen den allge-



Fig. 327. Das westafrikanische Weißbauchschuppentier, Manis tricuspis Raf., nach einer im Zoologischen Garten zu Berlin von G. E. F. Schulz aufgenommenen Photographie. (Nach L. Heck, aus Brehms Tierleben, X. Band.)

meinen Habitus, den diese Tiere besessen haben müssen, nicht glücklich zum Ausdruck. Die Rekonstruktion des Skelettes von Polacanthus, die F. v. Nopcsa 1905 entwarf, enthält nur die knöchernen Kerne der beim lebenden Tiere mit Epidermalstacheln bedeckten Haut; in der Vollrekonstruktion des oberkretazischen Struthiosaurus, dessen Rücken mit gürteltierartigen, quergestellten Panzerplatten gepanzert war, sind nach der Auffassung von F. v. Nopcsa (1915) außer den starken, in Doppelreihen stehenden Hals- und Schwanzstacheln keine stärkeren Hornstacheln vorhanden gewesen. Ich möchte sowohl für Polacanthus wie für Struthiosaurus — und das Gleiche ist wahrscheinlich auch für die übrigen Angehörigen der

Acanthopholiden anzunehmen — die Ausbildung eines Stachelkleides, wie es der lebende Moloch horridus besitzt, für sehr wahrscheinlich halten und habe diese Auffassung auch in der neuen Rekonstruktion von Polacanthus (Fig. 324) zur Darstellung gebracht. Die nahezu senkrechte Stellung der Schädelbasis zur Halsachse wird in Verbindung mit der ungewöhnlichen Kürze des Halses erst verständlich, wenn wir für das Tier eine normale Körperhaltung annehmen, wie ich sie in derselben Rekonstruktion zum Ausdruck zu bringen versucht habe. Vielleicht hatte Polacanthus eine Nahrungsweise, die der des lebenden Molochs sehr ähnlich war, und es ist weiter wahrscheinlich, daß Polacanthus kein ausschließlicher Sumpfbewohner gewesen ist, sondern sich vielleicht mehr in trockeneren Gegenden aufgehalten hat, ebenso wie Moloch horridus.

Eine sehr auffallende Ähnlichkeit besteht ferner mit der Iguanidengattung Phrynosoma aus Nordamerika und Mexiko, die mit der Agamidengattung Moloch eine nur durch Konvergenz bedingte große Ähnlichkeit besitzt. Auch dieser lebende Lacertilier trägt einen Stachelpanzer, lebt wie Moloch horridus vorwiegend in sandigen und sehr sonnigen, trockenen Hochebenen und nährt sich wie dieser hauptsächlich von Ameisen und anderen kleinen Insekten (Fig. 326).

Auch das Schuppentier (Manis) kann zum Verständnis des allgemeinen Habitusbildes von Polacanthus herangezogen werden (Fig. 327). Vielleicht hat auch dieser Ornithischier ebenso wie das Schuppentier und ebenso wie Moloch horridus von Ameisen gelebt, daneben aber auch Pflanzenkost zu sich genommen, wofür das Gebiß spricht. Auch die Schuppentiere sind wie der Moloch und Phrynosoma ausgesprochene Steppentiere und bevorzugen sandige Gegenden, wie das hinterindische Schuppentier (Manis javanica), das Steppenschuppentier Afrikas (Manis Temmincki) und der Pangolin (Manis pentadactyla) Vorderindiens und Ceylons, der sich gleichfalls nur in trockenen Gegenden aufhält. Wir sind gewohnt, alle Faunenelemente der Wealdenbildungen als Sumpf- oder Sumpfwaldtypen anzusehen und vergessen dabei, daß heute in vielen Gegenden trockenes Steppengelände, ja sogar ausgesprochenes Wüstengebiet unmittelbar an eine Sumpflandschaft grenzen kann, wie dies z. B. im Gebiete des oberen Nils und auch schon in Ägypten der Fall ist. Da durch gelegentliche Hochwässer Bewohner der Steppe in die Sümpfe geschwemmt werden und dort fossil werden können, ist aus dem Vorkommen von Leichenresten in diesen Sumpfbildungen noch kein Schluß daraufhin zu ziehen, daß alle diese Reste von Bewohnern der Sümpfe herrühren, in denen sie fossil geworden sind. Daher ist der Fund von Polacanthus in den Wealdentonen

der Insel Wight nicht als ein zwingender Grund dafür anzusehen, daß dieser Ornithischier ein Sumpftier gewesen ist; alles andere spricht dafür, daß er ein Bewohner der an die Wealdensümpfe grenzenden offenen Steppe war.

Die Steppe ist ja wohl zweifellos die Heimat der Dinosaurier und Ornithischier, die von arborikolen Vorfahren mit opponierbarer Großzehe und Greifhänden abstammen, und zwar wahrscheinlich von denselben, die auch als die Ahnen der Vögel zu betrachten sind. Ich habe 1910 (16) und 1912 (14) die Frage nach der Herkunft der Dinosaurier und Ornithischier in diesem Sinne beantwortet und muß daran trotz verschiedener Einwände gegen meine Beweisführung festhalten, da mir die Gründe morphologischer Natur, die für eine Ableitung der Vögel einerseits und der Dinosaurier und Ornithischier andererseits von arborikolen Ahnen sprechen, so zwingender Natur zu sein scheinen, daß die Annahme einer umgekehrten stammesgeschichtlichen Entwicklung der Vögel aus einem „running Proavis" statt aus einem „climbing Proavis" nicht überzeugend wirkt (19). Jedenfalls kann aber die Entstehung der Bipedie der Dinosaurier und Ornithischier wie die Entstehung des känguruhartigen Typus nicht im Sumpf oder Wald, sondern nur in der Steppe erfolgt sein, wie ich dies in meiner „Paläobiologie der Wirbeltiere" darzulegen versucht habe. Von hier aus sind dann einzelne Stämme wieder in Waldgebiete oder in Sumpfgegenden ausgewandert und sekundär quadruped geworden, wie dies auch bei den Acanthopholiden, ebenso wie bei den Sauropoden (z. B. Diplodocus), Stegosauriden (z. B. Stegosaurus), Ceratopsiden (z. B. Triceratops), Ankylosauriden (z. B. Ankylosaurus) und anderen Typen der Fall war.

Echte Sumpftiere, die in den Seen, Flüssen und Sümpfen des Wealdengebietes heimisch gewesen sind, treten uns in den Krokodilen der Wealdentone entgegen.

In Bernissart wurden fünf Exemplare von Krokodilen aus dem grauen, tonigen Mergel ausgegraben, der die 29 Skelette der Iguanodonten barg. Diese Reste verteilen sich auf zwei Arten: Goniopholis simus und Bernissartia Fagesi, zu Ehren des Direktor FAGES benannt, der die Iguanodonten entdeckte (20).

Die beiden Arten gehören zwei stammesgeschichtlich auf verschieden hoher Stufe stehenden Gattungen an. Bei den stammesgeschichtlich jüngeren Krokodilen liegen die inneren oder hinteren Nasenöffnungen, die Choanen, sehr weit hinten, und zwar in geringer Entfernung vom Hinterhaupt. Diese Lage ist kein primitives Merkmal, sondern eine Folge einseitiger, hoher Spezialisation der Gaumenregion; ursprünglich mündeten bei den Krokodilen die Choanen hinter den Gaumenbeinen (Palatina) aus; später schlossen sich die

hinter den Gaumenbeinen gelegenen Pterygoidea, die Flügelbeine, zu einer Platte unter und hinter den Choanen zusammen, so daß die inneren Nasengänge verlängert und ihre Mündung der Öffnung der Luftröhre genähert wurde. Die Lage der Choanen bildet daher ein gutes Unterscheidungsmerkmal primitiver und spezialisierter Krokodile.

Ein weiteres Merkmal, das die tiefere oder höhere Entwicklungsstufe eines Krokodils kennzeichnet, ist die Gestalt der Endflächen der Wirbelkörper. Bei den primitiveren Formen sind dieselben entweder eben oder die Vorderfläche und Hinterfläche der Wirbelkörper sind sehr schwach vertieft; bei den höher spezialisierten Krokodilen sind die Vorderflächen der Wirbelkörper tief ausgehöhlt, die Hinterflächen stark gewölbt.

Goniopholis simus (Fig. 328), ein Tier von etwa 2 m maximaler Körperlänge, war ein kurzschnauziges Krokodil mit altertümlichen

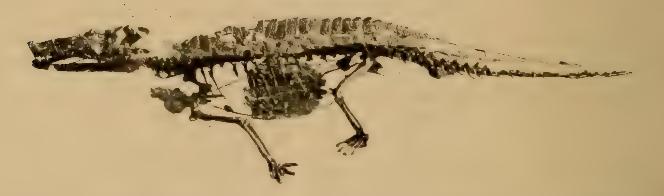


Fig. 328. Goniopholis simus, Owen, ein Krokodil aus der Familie der Pholidosauriden, aus dem Wealden von Bernissart (Belgien). Ungefähr $^{1}/_{20}$ der natürlichen Größe. (Nach L. Dollo.)

Merkmalen. Es war stark gepanzert und hat auch in dieser Hinsicht noch die Merkmale der Vorfahren bewahrt; der Rücken war nur mit zwei Längsreihen großer knöcherner Platten bedeckt, während der Bauchschild aus zehn longitudinalen Plattenreihen bestand, deren längsten — die mittleren des Bauchschildes — je acht Knochenplatten umfaßten. Der Bauchpanzer von Goniopholis simus zerfällt in zwei gesonderte Schilde: einen vorderen, den Schulterschild, der aus sieben längsgereihten Platten besteht und den schon besprochenen Bauchschild. Alle Hautpanzerplatten sind mit tiefen Gruben bedeckt, also „skulpturiert".

Zu diesen altertümlichen Merkmalen tritt, wie L. Dollo (1883) gezeigt hat, noch ein weiteres. Bei Goniopholis sind die oberen Schläfenöffnungen sehr groß, größer als die Augenhöhlen und dienen zum Durchtritt und als Ursprungsstelle der Schläfenmuskeln, die zum Unterkiefer herabziehen. Endlich war auch das Trommelfell ohne weiteren Schutz auf der Oberfläche des Schädels gelegen, ein

weiteres primitives Merkmal, das zusammen mit der Lage der Choanen und der Form der Wirbelkörper Goniopholis simus als einen primitiven Typus erscheinen läßt.

Dagegen nimmt die kleinere, nur etwa 0,8—1 m lange Bernissartia Fagesi (Fig. 329) eine viel höhere Spezialisationsstufe ein. Die Choanen liegen infolge der Unterschiebung durch die Pterygoidea weit hinten; der Rückenpanzer umfaßt bereits, wie dies bei den jüngeren Krokodilen die Regel, eine größere Zahl von in Längsreihen angeordneten Platten, nämlich vier Reihen in der Rücken- und Lendenregion; dagegen ist die Zahl der ventralen Schilde auf eines, auf den Bauchschild, reduziert, der aus vier Längsreihen quadratischer Knochenplatten besteht. Während aber diese Ventralplatten bei Goniopholis durch Nähte fest untereinander verbunden waren und daher die Bewegungsfähigkeit des Tieres stark einengten, deckten sie sich bei Bernissartia dachziegelförmig und gestatteten



Fig. 329. Bernissartia Fagesi, Dollo, ein Krokodil aus der Familie der Pholidosauriden, aus dem Wealden von Bernissart (Belgien). Ungefähr $^1/_{10}$ der natürlichen Größe. (Nach L. DOLLO.)

dem Tiere eine größere Beweglichkeit und Biegung des Rumpfes. Ein wesentlicher Unterschied zwischen Bernissartia und Goniopholis besteht darin, daß bei der ersten Gattung die Kiefermuskulatur in gänzlich verschiedener Weise ausgebildet ist, da die bei Goniopholis in der Region der oberen Temporalgrube entspringenden und zum Unterkiefer herabziehenden Muskeln bei Bernissartia durch die von den Pterygoidea entspringenden Muskeln abgelöst werden, die zum Unterkiefer herabziehen. Endlich besteht noch ein weiterer Unterschied darin, daß bei Bernissartia die tympanische Membran eingesenkt ist und durch ein äußeres Ohr, wie bei den lebenden Krokodilen, geschützt wird, worauf L. DOLLO vor kurzem hingewiesen hat (im „Guide illustré des Musées de Bruxelles“, herausgegeben 1914 vom Touring Club de Belgique). Bernissartia erscheint daher in den wesentlichen Merkmalen des Skelettbaues als eine fortschrittliche, Goniopholis dagegen als eine konservative Type unter den Krokodilen der Wealdenzeit.

Neben diesen kurzschnauzigen Krokodilen haben in den Wealdensümpfen auch verschiedene langschnauzige Formen gelebt, die zwar aus Bernissart nicht bekannt sind, aber wahrscheinlich

diese Gegend ebenso wie die übrigen Teile des Wealdengebietes bewohnt haben. Zu diesen langschnauzigen Formen gehören die in der Gattung Pholidosaurus (= Macrorhynchus) vereinigten Reste von Krokodilen, die in ihrer äußeren Erscheinung und Lebensweise den lebenden Gavialen nahegestanden haben dürften (21).

Pholidosaurus, Goniopholis und Bernissartia stellen, obwohl die erste Gattung eine lange, die beiden letzten Gattungen eine kurze Schnauze besaßen, Angehörige eines einheitlichen, geschlossenen Formenkreises dar, der von dem der echten Krokodile oder Crocodiliden wesentlich verschieden ist und nicht als die Ahnengruppe der Crocodiliden betrachtet werden darf. Dieser Formenkreis kann als die Familie der Pholidosauriden zusammengefaßt werden. Der Hauptunterschied gegenüber den Crocodiliden besteht in dem Verhalten des Transversums, eines Knochens der Schädelbasis, der bei den Crocodiliden, wie dies schon die Gattung Hylaeochampsa aus dem Wealden Englands zeigt, von einem Foramen durchbohrt ist, während bei den Pholidosauriden keine Spur dieser Durchbohrung zu beobachten ist.



Fig. 330. Unteransicht der hinteren Körperhälfte von Chitracephalus Dumoni, Dolio, in etwa $^{2}/_{5}$ der natürlichen Größe. Wealden von Bernissart in Belgien. Die Type weist bereits in den wesentlichen Merkmalen den Charakter der Cheloniiden auf und bildet somit ein Übergangsglied zwischen den Thalassemydiden und der aus ihnen entsprungenen Familie der Cheloniiden. (Nach L. DOLLO.)

Schließen sich die Krokodile der Wealdenzeit in ihrer Gesamterscheinung und Lebensweise so sehr an die lebenden Krokodile an, daß sie uns bei der Rekonstruktion des Lebensbildes von Bernissart im Gegensatze zu den vielen fremdartigen Typen keine Schwierigkeiten bereiten, so gilt das gleiche auch für die Schildkröten der Wealdenbildungen, obwohl beide aus Bernissart bekannt gewordenen Gattungen ebenso wie die beiden Krokodilgattungen ausgestorben sind. Freilich treten uns, trotz der oberflächlichen Ähnlichkeit dieser fossilen Schildkröten mit den lebenden im Gesamthabitus, bedeutende Unterschiede im Skelettbaue entgegen, die

besonders bei Chitracephalus Dumoni (22) stark in Erscheinung treten (Fig. 330).

Unter den Meeresschildkröten der oberen Kreideschichten von Kansas haben wir in Archelon ischyros eine Hochseeschildkröte kennen gelernt, die in der Reduktion des knöchernen Rückenschildes und Bauchschildes eine weit vorgeschrittene Anpassungsstufe der Schildkröten an das Leben in der Hochsee darstellt. Bei Archelon ist die sekundäre Überdeckung der seitlichen Schläfengruben schon weit vorgeschritten, ohne aber zu einem vollständigen Verschlusse derselben geführt zu haben; die Rippenplatten sind durch weit klaffende Fontanellen getrennt, die Elemente des Plastrons oder Bauchschildes aus ihrem ehemals bei den Vorfahren festen Verbande gelöst und durch eine große zentrale Fontanelle getrennt, in welche die nach allen Seiten strahlenartige Knochenzacken aussendenden Hyoplastra und Hypoplastra hineinragen.

So weit sind die Anpassungserscheinungen an das aquatische Leben bei Chitracephalus Dumoni aus dem Wealden von Bernissart noch nicht vorgeschritten. Freilich machen sich schon hier durch die Fontanellenbildung zwischen den äußeren Enden der Rippenplatten und in der Mitte des Plastrons die durch das aquatische Leben hervorgerufenen Reduktionserscheinungen in der Verknöcherung des Panzers bemerkbar, aber dieser Prozeß befindet sich hier noch in einem Anfangsstadium, wie auch die Kleinheit der Hände und Füße sowie die noch offenen Schläfengruben beweisen. Die sehr flache Wölbung des Rückenschildes ist ebenso wie die Reduktion des Knochenpanzers als eine Folge des aquatischen Lebens anzusehen. Chitracephalus Dumoni bildet ein Glied der Familie der Thalassemydiden und stellt eine Vorstufe der lebenden Cheloniiden und Dermatochelyiden dar, die dem Kreise der Cryptodiren angehören.

Auch die zweite Schildkröte des belgischen Wealden, Peltochelys Duchasteli, die ähnlich wie die lebenden Angehörigen der Familie der Chelydriden oder Alligatorschildkröten eine räuberische Wasserschildkröte war, gehört der Gruppe der cryptodiren Schildkröten an. Von echten Landschildkröten ist bisher im Wealden Belgiens keine Spur angetroffen worden. Auch in englischen und deutschen Wealdenbildungen hat man verschiedene Schildkröten entdeckt, die ausnahmslos Sumpf- oder Flußschildkröten gewesen sein müssen.

Hat uns ein Blick auf die Krokodile und Schildkröten des Wealden ein Bild gezeigt, das in seinen Gesamtzügen der Gegenwart entnommen sein könnte, so tritt uns in dem gewaltigen Flugreptil Ornithodesmus latidens aus dem Wealden der Insel Wight eine durchaus fremde und höchst eigenartige Type entgegen (23).

Wie der riesige Pteranodon aus der oberen Kreide von Kansas gehört Ornithodesmus zum Stamme der Pterodactyloidea. Die Angehörigen dieser Ordnung waren fliegende Reptilien, deren Schwanz verkürzt war und keine Rolle als Steuerapparat spielte; wie immer bei den Flugsauriern spannte ein einziger, enorm verlängerter Finger, der vierte, den Vorderrand eines häutigen Flügels, während die Hinterfüße in gestreckter Haltung die Spannung des Flügels in der Mittellinie des Körpers übernahmen und beim Fluge enge aneinandergeschlossen gehalten wurden. Die Rückenwirbel waren teilweise zu einem sakrumartigen Komplex verschmolzen, den ich das „Schultersakrum" genannt habe und der sonst als „Notarium" bezeichnet zu werden pflegt. Sechs Rückenwirbel beteiligen sich an der Bildung dieses Schultersakrums, die Dornfortsätze sind zu einer medianen Knochenplatte verschmolzen, die beiderseits eine ovale Grube, die Gelenkfläche für die Scapula, trägt; diese Bildung ist also ebenso wie bei Pteranodon vorhanden.

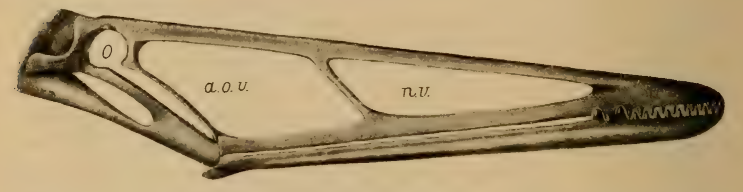


Fig. 331. Rekonstruktion des Schädels von Ornithodesmus latidens Seeley, aus dem Wealden der Insel Wight, in etwa $^1/_5$ der natürlichen Größe. *n. v.* = Nasenhöhle, *a. o. v.* = Antorbitalfenster, *O.* = Orbita. (Nach R. W. Hooley.)

Sehr auffallend ist der Schädel von Ornithodesmus gebaut (Fig. 331). Der mächtige, weit nach hinten abstehende Kamm, den der Schädel von Pteranodon aufweist und der wohl als Seitensteuer und Höhensteuer gedient hat, fehlt hier; der Schädel selbst ist aus sehr zarten Knochentraversen aufgebaut, die ihn als ein unter den Wirbeltieren einzig dastehendes Gebilde erscheinen lassen. Der Hirnraum ist winzig klein, der Gesichtsteil des Schädels im Verhältnisse zur Schädelkapsel dagegen enorm entwickelt.

Die Kiefer von Ornithodesmus latidens tragen nur an ihrem vorderen Ende einige wenige, konische, niedere Zähne, die eine Art Fangrechen gebildet haben müssen. Ornithodesmus wird wahrscheinlich ein Fischjäger gewesen sein, der sich seine Beute aus den weiten Sümpfen und Seenflächen des Wealdengebietes holte.

Die Traversenbildung des Schädels fordert zu einer statischen Berechnung des Schädels heraus. Zweifellos handelt es sich um einen sogenannten Konsolträger; betrachten wir die Hauptdrucklinien des Trägers, so sehen wir, daß der beim Erfassen der Beute

auf den Oberkiefer von unten nach oben wirkende Druck das Vorhandensein der schrägen Traverse in der Mitte des Schädels zur mechanischen Notwendigkeit macht. Würde diese Versteifung fehlen, so wäre der Oberkiefer einer eminenten Bruchgefahr ausgesetzt. Eine genauere konstruktive Untersuchung und Berechnung der einzelnen Abschnitte dieses merkwürdigen Schädels scheint mir eine für einen Konstrukteur sehr dankbare Aufgabe zu sein, da das Prinzip stärkster Inanspruchnahme bei geringstem Materialverbrauch im Schädel von Ornithodesmus in glücklichster Weise gelöst zu sein, scheint. Überhaupt bieten ja die Flugsaurier eine Fülle von beachtenswerten mechanischen, namentlich aviatischen Problemen; sie zeigen uns die Lösung des Flugprinzips auf zwei gänzlich verschiedenen Wegen, die durch die Pterodactyloidea einerseits und die Rhamphorhynchoidea andererseits in Erscheinung treten und zeigen, daß so riesige Tiere wie Pteranodon mit einer Spannweite von über 8 m nur als **Drachenflieger**, aber nicht als aktive **Flattertiere**, durch die Lüfte segeln konnten. Die Spannweite von Ornithodesmus latidens blieb zwar hinter jener des Pteranodon weit zurück, war aber immerhin noch sehr beträchtlich; sie betrug nach den Berechnungen von R. W. Hooley etwa 5 m.



Fig. 332. Hylaeobatrachus Croyi, Dollo, ein fossiler Molch aus dem Wealden (Unterkreide) von Bernissart, Belgien. $^2/_1$ der natürlichen Größe. (Nach L. Dollo.)

In den Wealdentonen von Bernissart ist neben den großen Iguanodonten und den übrigen Resten von Wirbeltieren ein kleiner Molch gefunden worden (24), den DOLLO als Hylaeobatrachus Croyi beschrieb (Fig. 332). Er gehört einem erloschenen Seitenzweige der Molche an und ist mehr von chronologischem als von stammesgeschichtlichem Interesse; freilich vervollständigt er das Lebensbild von Bernissart um ein Element, das sonst infolge der ungünstigen Erhaltungsbedingungen den meisten fossilen Wirbeltierfaunen fehlt.

Überaus reich sind die Wealdenbildungen von Bernissart an Fischresten (25). Über 2000 Stücke konnten bei den Ausgrabungen der Iguanodonten geborgen werden; R. H. TRAQUAIR hat sie 1911 beschrieben. Durch diese gründlichen Untersuchungen sind wir jetzt imstande, im ganzen 38 verschiedene Arten aus dem

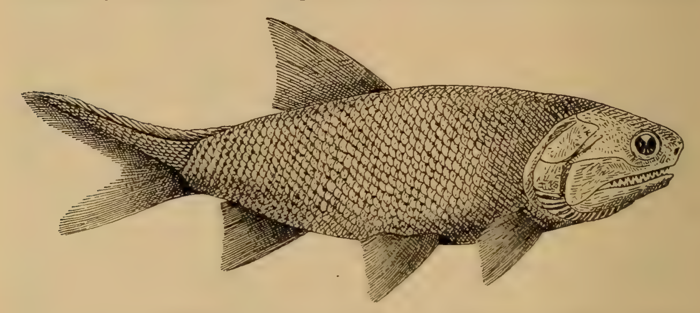


Fig. 333. Ein Paläoniscide aus dem Wealden von Bernissart in Belgien: Coccolepis macropterus, Traquair, rekonstruiert. — Ungefähr $^1/_8$ der natürlichen Größe. (Nach R. H. TRAQUAIR, umgezeichnet.)

Wealden Belgiens, Englands und Deutschlands zu unterscheiden; dabei ist es sehr auffallend, daß unter den 16 Arten von Bernissart nur eine einzige (Oligopleurus vectensis) mit den 14 Arten des englischen Wealden gemeinsam ist. Die 38 Arten verteilen sich auf 18 Gattungen (Hybodus, Acrodus, Asteracanthus, Coccolepis, Lepidotus, Notagogus, Mesodon, Coelodus, Caturus, Callopterus, Neorhombolepis, Amiopsis, Belonostomus, Pholidophorus, Pleuropholis, Oligopleurus, Aethalion, Leptolepis).

Im englischen Wealden treten Elasmobranchier (Hybodus, Acrodus, Asteracanthus) auf, die im belgischen Wealden vollständig fehlen. Dies spricht vielleicht dafür, daß die englischen Wealdenbildungen in größerer Meeresnähe abgelagert worden sind, so daß einzelne Haie in die brackischen Küstensümpfe gelangen konnten.

Von besonderem Interesse ist der Fund des letzten Ausläufers der Palaeonisciden, Coccolepis macropterus (Fig. 333), im Wealden

von Bernissart; die Blütezeit der Palaeonisciden fällt in eine viel weiter zurückliegende Zeit der Erdgeschichte, in die Permformation. In den wesentlichen Merkmalen — unverknöcherte Wirbelkörper und die charakteristische Beschuppung der Schwanzregion — schließt sich Coccolepis durchaus an die älteren Palaeonisciden an, als deren Vertreter z. B. Cheirolepis aus dem mittleren Devon anzusehen ist.

Außerordentlich häufig sind Reste der Gattung Lepidotus, die in mehreren Arten vertreten ist. Einzelne Exemplare erreichen eine stattliche Größe.

Neben diesen Semionotiden treten uns verschiedene Typen anderer Familien entgegen, unter denen der hochkörperige Mesodon bernissartensis (Fig. 334) durch die Reduktion des Schuppenpanzers bis auf die basalen Falzleisten besonders bemerkenswert ist. Mesodon gehört zur Familie der Pycnodontiden und scheint sich von den zahlreichen Muscheln der Wealdensümpfe genährt zu haben.

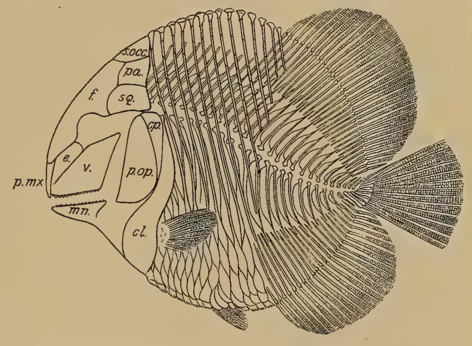


Fig. 334. Rekonstruktion von Mesodon bernissartensis, Traquair, aus der Unterkreide (Wealdenbildungen) von Bernissart in Belgien, in $^3/_5$ der natürlichen Größe. Die hintere Hälfte des Rumpfes ist schuppenlos, die vordere nur im unteren Teile mit Schuppen, im oberen nur mit den Basalleisten derselben, als den Rudimenten der früher den ganzen Körper der Vorfahren bedeckenden Schuppen gepanzert. (Nach R. H. Traquair.)

Auffallend ist das gänzliche Fehlen der Dipneusten oder Lungenfische, da in den Wealdensümpfen die Lebensbedingungen für diese Tiere aller Wahrscheinlichkeit nach vorhanden gewesen sein dürften. Da die jüngsten Dipneusten auf europäischem Boden aus dem Dogger Englands bekannt sind und jede Spur ihrer Anwesenheit aus jüngeren Bildungen unseres Kontinents fehlt, so scheinen sie zur Wealdenzeit bereits in Europa erloschen gewesen zu sein.

Freilich muß man sich im allgemeinen sehr davor hüten, aus dem Fehlen irgend einer Tiergruppe in bestimmten Ablagerungen einen Schluß auf ihr Fehlen in dem betreffenden Gebiet zu ziehen. So werden wir wohl kaum vermuten dürfen, daß in den Wealdensümpfen keine anderen Amphibien als Hylaeobatrachus Croyi lebten und daß z. B. die Frösche im Wealdengebiet gefehlt haben, weil wir hier noch keine Froschreste gefunden haben, die man schon

aus dem oberen Jura der iberischen Halbinsel und Nordamerikas kennt. Im Falle der Dipneusten wird man aber wohl nicht irren, wenn man ihr Fehlen in den Wealdenbildungen durch ihr Fehlen in Europa seit der Jurazeit zu erklären versucht.

In einem dünnen „Bone-Bed" des Wadhurst Clay in den Wealdenbildungen von Hastings in England ist ein vereinzeltes Zähnchen entdeckt worden, das die Anwesenheit von Säugetieren in den Wealdensümpfen beweist; A. SMITH WOODWARD hat diesen Rest als Plagiaulax Dawsoni 1891 beschrieben (26). Die Gattung Plagiaulax, die einem erloschenen Stamme der Marsupialier angehört, ist schon aus einer älteren Schichtgruppe, der dem obersten Jura angehörenden Purbeckformation, bekannt; wir dürfen wohl vermuten, daß außer dem kleinen Plagiaulax Dawsoni auch noch andere Säugetiere in den Sumpfwäldern des Wealdengebietes lebten, deren geringe Körpergröße ihrer Erhaltung ungünstig war. Sie haben wohl meist ein scheues, zurückgezogenes Leben wie die Spitzmäuse geführt. Für die Anwesenheit größerer Säugetiere in der unteren Kreidezeit fehlen einstweilen alle Anhaltspunkte.

Auch von Vögeln ist bisher in den Wealdenbildungen auch nicht die kleinste Spur zutage gefördert worden; ob sie in diesem Gebiete gefehlt haben oder ob ihr Fehlen in den Ablagerungen nicht auch nur auf Rechnung der schwierigen Erhaltungsbedingungen der zarten Reste zu setzen ist, entzieht sich einstweilen unserer Entscheidung. Das letztere ist jedenfalls wahrscheinlicher, da wir ja aus der oberen Juraformation Europas zwei Exemplare von Archaeopteryx kennen gelernt haben und somit das Auftreten der Vögel in älteren Schichten als der Kreideformation dokumentarisch belegt ist. Ob die zweizehige Fährte eines großen, zweizehigen Tieres, die BALLERSTEDT im Wealden Hannovers auffand, einem großen Laufvogel angehört oder vielleicht doch einem Dinosaurier mit verletztem und daher nur zweizehigem Hinterfuß zuzuschreiben ist, muß einstweilen eine offene Frage bleiben, bis die Untersuchungen BALLERSTEDTs über diese Frage abgeschlossen sind.

Bedenken wir endlich, daß uns von zahlreichen anderen Tiergruppen, wie den Insekten, aus Wealdenbildungen fast nichts überliefert worden ist, so muß uns zum Bewußtsein kommen, daß wir aus der gewiß außerordentlich reichen und vielgestaltigen Fauna der Wealdenbildungen nur einen relativ kleinen Ausschnitt kennen, der allerdings für einzelne Gruppen, wie z. B. die Fische, in ziemlich vollständigen Dokumenten belegt erscheint.

Versuchen wir es, aus den in den Wealdenbildungen von Bernissart erhaltenen Pflanzenresten (27), deren Zahl etwa 4000 beträgt, nach den Untersuchungen von A. C. SEWARD (1900) ein Bild von

dem Vegetationscharakter des Gebietes zu gewinnen, in dem die Iguanodonten lebten, so fällt uns die stattliche Zahl von Farnpflanzen auf, neben denen die Reste der Gymnospermen auffallend zurücktreten. Dagegen hat eine andere Fundstelle des belgischen Wealden eine große Zahl von Koniferenzapfen geliefert, so daß wir heute annehmen dürfen, daß sich im Gebiete des belgischen Wealden weite Koniferenwälder ausdehnten. Auch Araukarien haben wohl nicht gefehlt.

In England beweisen zahlreiche Funde von Baumstämmen in den Wealdenbildungen, daß hochstämmige Bäume in dem Gebiete vorkamen; von Cycadofilicineen kennen wir nur wenige Reste, wie vereinzelte Funde von Pterophyllum, das im Wealden ausstirbt. Auch die Bennettiteen treten hier zum letzten Male auf. Daneben erscheinen Arten der Gattungen Zamites und Nilssonia; Funde im französischen Wealden sprechen für die Anwesenheit einer der Gattung Sequoia nahestehenden Konifere in der Wealdenflora. Im Wealden Englands sind ferner Reste von Zedern gefunden worden. Von Dicotyledonen, die ungefähr in derselben Zeit in den nordamerikanischen Potomac-Schichten zum ersten Male erscheinen, hat man in den Wealdenbildungen Europas bisher keine Spuren entdecken können. Die Wealdenflora hat also nach allem, was wir bisher von ihr sagen können, noch ein sehr altertümliches Gepräge besessen.

So haben wir jetzt in großen Zügen den Rahmen für das Lebensbild der Wealdenzeit gegeben. In den Tonen und Sanden aus dieser Zeit, die wir aus Belgien, England und Norddeutschland kennen, treten uns verschiedene Landbewohner, neben diesen aber in weitaus überwiegender Zahl Sumpf- und Wassertiere entgegen; die gewaltigsten Tiere der Wealdenfauna waren wohl die Iguanodonten und Sauropoden und ihre furchtbaren Feinde, die großen Megalosaurier, neben denen die übrigen Wirbeltiere dieses Gebietes als wahre Zwerge erscheinen.

Waren die Iguanodonten Sumpfbewohner? Man ist meist geneigt, diese Frage mit Rücksicht auf die Funde der Iguanodontenskelette in den Wealdentonen sowie unter Berücksichtigung ihrer Fährten in den Wealdentonen ohne weiteres zu bejahen. Man hat auch zumeist die Ansicht geäußert, daß die 29 Iguanodonten von Bernissart durch eine Hochwasserkatastrophe zugrunde gegangen und an Ort und Stelle, wo sie verendeten, fossil geworden sind. Wir wollen die Fundumstände noch einmal näher prüfen, um ein unbefangenes Urteil über diese Frage gewinnen zu können.

Die 29 Iguanodontenleichen, die in der Steinkohlengrube von Bernissart gefunden wurden, lagen nicht in einer wenige Meter

mächtigen Schichte dicht gehäuft beisammen; sie waren in dem grauen, mergeligen Tone, der den klammartigen Einschnitt des Steinkohlengebirges ausfüllte, zwischen 322 m und 356 m Teufe derart verteilt, daß die einzelnen Skelette durch fossilarme oder fossilleere Schichten von 2—3 m Mächtigkeit getrennt waren (28). Schon diese Art des verteilten Vorkommens in einer Schichte von 34 m Mächtigkeit beweist einwandfrei, daß es sich, falls überhaupt ein katastrophaler Untergang der Iguanodonten anzunehmen wäre, keinesfalls um eine einmalige Katastrophe handeln könnte, sondern es mußten wiederholte Katastrophen an derselben Stelle eingetreten und der Todesort immer wieder von neuen Einwanderern besiedelt worden sein.

Jedenfalls ist die Anhäufung so vieler Skelette auf verhältnismäßig kleinem Raume außerordentlich auffallend. Wir kennen aus diesem kleinen Aufschlusse von 34 m Höhe und 75 m größter Breite, die nach unten zu rasch abnahm, außer den verschiedenen Reptilienresten nicht weniger als 2000 Fischreste und 4000 Pflanzenreste, überdies noch eine sehr große Zahl von Koprolithen, deren Herkunft noch nicht sicher ist. Eine solche Fülle von Tierresten auf so kleinem Raume ist nur unter ganz besonderen Ablagerungsbedingungen möglich, von denen in den vorhergehenden Kapiteln wiederholt die Rede gewesen ist.

Welche zwingenden Gründe sprechen dafür, daß die Iguanodonten an derselben Stelle, an der ihre Leichen gefunden worden sind, gelebt haben und verendet sind? Wenn wir alle Fundumstände in Verbindung mit den Schlüssen, die wir aus den Anpassungen der Iguanodonten auf ihre Lebensweise ziehen können, sorgfältig abwägen, kommen wir zu dem Ergebnisse, daß derartige zwingende Gründe, die jede andere Erklärung ausschließen würden, nicht bestehen. Es können also auch andere Vorgänge und Ereignisse die lokale Anhäufung der vielen Tierleichen auf kleinem Raume bewirkt haben.

Halten wir uns vor Augen, welches Bild die Fundstelle der Iguanodonten in der Wealdenzeit geboten haben muß. Die Wealdenschichten stoßen zu beiden Seiten des Profils an außerordentlich steile Wände einer Schlucht des Steinkohlengebirges an, und zwar ist die Nordwestwand der Schlucht sehr steil, die Südostwand weniger steil. Der Südosthang ist mit Trümmern des Steinkohlengebirges, worunter sich auch große Brocken von Steinkohle befinden, die an den Wänden ausstreicht, dicht überdeckt; an der Nordwestwand ist nur der Fuß mit einer Schutthalde überkleidet, die sich auf dem Boden der Schlucht mit der Schutthalde der anderen Talseite verbindet (Fig. 335).

Man hat anfangs nicht daran gezweifelt, daß die Wealdentone die Ausfüllung einer Schlucht des Steinkohlengebirges bilden; später ist der Versuch gemacht worden, die ganzen Lagerungsverhältnisse als eine Folge tektonischer Veränderungen des Gebietes zu deuten. Dagegen spricht aber zunächst die Umkleidung der Schluchtwände mit Schutthalden, die mit Reibungsbreccien nicht verwechselt werden können und zweitens die gleichmäßig abgegrenzte obere Schichtlinie der Wealdenbildungen, über welcher die Albienbildungen sowie die höheren Horizonte der Kreideformation folgen. Wir werden daran festhalten dürfen, daß die Lagerungsverhältnisse durch tektonische

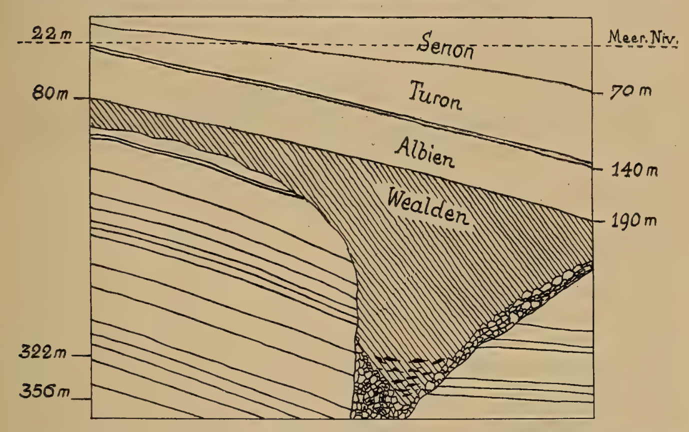


Fig. 335. Geologisches Profil durch die Kohlengrube von Bernissart in Belgien. Die untersten Schichten, in welche das Wealdental eingeschnitten ist, gehören der Steinkohlenformation an. Die Basis der das Tal ausfüllenden Wealdentone ist von scharfkantigen Blöcken gebildet, die aus denselben Schiefern und Sandsteinen bestehen, die die Wände der Schlucht bildeten. Die Skelette der Iguanodonten lagen im untersten Teile der Wealdentone (im Profile durch schwarze Striche bezeichnet) und zwar in ganz unregelmäßiger Verteilung. (Mit Benützung eines von É. DUPONT 1897 veröffentlichten Profils sowie des großen Wandprofiles im Naturhistorischen Museum zu Brüssel.)

Vorgänge nach der Ablagerung der Iguanodontenschichten höchstens unbedeutend beeinflußt worden sind und daß die steilen Wände, mit denen das Steinkohlengebirge zur Tiefe des Tales abstürzt, wirklichen Steilwänden zur Zeit der Ablagerung der Wealdenschichten entsprechen.

Das Steinkohlengebirge von Bernissart gehört einem alten Festlandsgebiet an, das zur Wealdenzeit tief zertalt gewesen sein muß und dessen Erosionsfurchen in der Wealdenzeit zum Teile ausgefüllt worden sind.

Stellt somit „la vallée de Bernissart", so wie es der Rekonstruktionsversuch des „Guide dans les Collections du Musée Royal

d'Histoire naturelle de Belgique" (1897) zur Darstellung bringt (28), wirklich ein tiefes Erosionstal dar, so müssen wir, von dieser Grundlage ausgehend, die weiteren Fundumstände näher in Betracht ziehen.

Es läßt sich schwerlich annehmen, daß durch die tiefe „Iguanodontenschlucht" ein Wildbach in die weiter vom Steinkohlengebirge entfernten Ufersümpfe mündete. In den Ablagerungen eines Wildbaches wären größere Gerölle und Blöcke zu erwarten, aber nicht homogener, grauer Schlamm. Nur an den Abhängen und am Fuße der Steilwände liegen die großen, von den Wänden herabgestürzten Blöcke. Dazu kommt, daß ein Wildbach bei Hochwasser alles mit sich reißt und keine Anhäufung von Leichen im Wildbachlaufe selbst gestattet, wenn nicht Verhältnisse wie im Tale des Megalorhevma in Attika vorliegen, die zur Anhäufung der Tierleichen der Pikermizeit geführt haben. Hier liegen die Dinge ganz anders und die Iguanodontenskelette bilden keine Knochenhaufen wie die Säugetiere in Pikermi, sondern sind in einer Schichte von 34 m Mächtigkeit verteilt.

Wenn wir uns nach analogen Verhältnissen in der Gegenwart umsehen, so werden wir an eine steilwandige Seitenschlucht eines Flusses mit geringem Gefälle denken müssen, der zu Zeiten, z. B. nach heftigen Gewitterregen, wie sie in den Tropen häufig eintreten, oder zur Zeit der Überschwemmungen in der Regenzeit, Hochwasser führte und ungeheure Schlammengen vorwärts schob, wie der Nil oder der Amazonasstrom. In solchen Flußbetten gibt es sehr häufig an Stellen, wo ein Seitental einmündet, tiefe Kolke und Strömungswirbel. In solchen Wirbeln treiben die von dem großen Flusse stromabwärts getriebenen Leichen auf der Oberfläche des Wassers eine Zeitlang herum, solange sie noch von Verwesungsgasen getragen werden; später sinken sie zu Boden. Schlammschichten legen sich darüber; neue Hochwässer bringen neue Tierleichen, Pflanzenreste, wie Blätter und Zweige herab, die wieder in dem Wirbel seitab von der Hauptströmung treiben und wieder zu Boden sinken, immer neue Schichten von Schlamm mit Leichenteilen überstreuend.

Ist diese Vorstellung richtig und entspricht sie den Verhältnissen, unter denen die Iguanodonten, Krokodile, Schildkröten und Fische nebst den übrigen Fossilresten in den Wealdenton eingebettet wurden, so setzt diese Annahme voraus, daß der Fundort der Iguanodonten zwar ihr Begräbnisort, aber nicht ihr Todesort war.

Untersuchen wir die Skelette der Iguanodonten, die in derselben Stellung konserviert und im Brüsseler Museum aufgestellt sind, in der sie gefunden wurden (Fig. 302, 336), so fällt uns sofort auf, daß eines der Skelette auf dem Rücken liegt und die Glied-

maßen weit von sich spreizt. Die Hinterbeine befinden sich in vollkommen gestreckter Haltung, die Arme sind nach hinten und oben gerichtet und der Schädel ist samt dem Halse gegen die linke Schulter zurückgebogen.

Diese Stellung kann nicht dadurch zu erklären versucht werden, daß der gewaltige Riese an Ort und Stelle im Kampfe mit einem Nebenbuhler getötet wurde und daß ihn an der Stelle, an der er verendete, Schlammschichten überdeckten und ihn in dieser Stellung der Nachwelt aufbewahrten.

Wir kennen genau dieselbe Lage und Gliedmaßenstellung bei einem Skelette von Trachodon annectens (29) aus der oberen Kreide von Converse County in Wyoming (Fig. 299 A). Es ist dies die berühmt



Fig. 336. Das hier abgebildete Skelett von Iguanodon bernissartensis Blgr. wurde in einer Tiefe von 322 m in der Steinkohlengrube von Bernissart (vgl. Fig. 335) gefunden, an Ort und Stelle in 17 Blöcke zerlegt und eingegipst, ausgehoben und im Museum in Brüssel in der hier abgebildeten natürlichen Stellung wieder zusammengesetzt. Das 9 m lange Exemplar lag auf einer Schichte von verkohlten Pflanzenresten, die von dem das Tal von Bernissart durchströmenden Flusse in die Stelle der „Kehre“ gebracht wurden, an der auch die Iguanodonkadaver eine Zeitlang in dem Oberflächenwirbel herumtrieben, bis sie in die Tiefe sanken. (Die Zeichnung ist nach einer von É. DUPONT 1897 veröffentlichten Photographie entworfen.)

gewordene „Dinosauriermumie“, die aber nicht vereinzelt geblieben ist; weitere Funde an derselben Stelle haben noch mehrere andere derartige Skelette zutage gefördert, bei deren Präparation sich die Knochen von einer Sandsteinhülle umgeben zeigten, die deutlich die Skulptur der Haut und zwar mit allen Feinheiten bewahrt hatte. Es liegen in diesen Dinosauriermumien nicht Mumien, sondern die Pseudomorphosen nach Mumien vor (30). Die Entstehung einer Mumie kann aber nur in einem außerordentlich trockenen Klima erfolgen. Wir müssen daher annehmen, daß die Trachodonleichen in einem Wüstenklima zu Mumien wurden; dies scheint zuerst der allgemein angenommenen Ansicht zu widersprechen, daß Trachodon ein Sumpfbewohner gewesen ist, aber die Erklärung und Lösung dieses Widerspruches ist unschwer zu finden. Verendete ein Trachodon im Sumpfe und schwemmte ein jäh einsetzendes Hoch-

wasser die Leiche auf eine im Flusse liegende Sandbank, so kann auch in der damaligen Zeit und im damaligen Klima Nordamerikas dasselbe eingetreten sein, was sich heute auf den mitten im Nil liegenden Inseln beobachten läßt, auf denen ein reines Wüstenklima herrscht, wie ja auch die Wüstengebiete nicht durch eine Übergangszone von der fruchtbaren Niederung des Niltales getrennt sind, sondern mit messerscharfer Grenze an diese stoßen. Derartige Verhältnisse erklären das Auftreten von Mumien in den Trachodon-führenden Schichten von Converse County in Nordamerika sehr einfach. Eine andere, gleichfalls mögliche Annahme wäre die, daß die sumpfbewohnenden Trachodonten in Perioden langandauernder Dürre zugrunde gingen und mumifiziert wurden, und daß dann ein nach einem plötzlichen Gewitterregen einsetzendes Hochwasser die Mumien an ihren jetzigen Fundort schwemmte.

Jedenfalls beweist die Gliedmaßenstellung des oben besprochenen Iguanodon in der Gruppe der Iguanodonten von Bernissart „en gisément", daß das Tier einen durch Verwesungsgase prall aufgetriebenen Bauch gehabt haben muß, der die Gliedmaßen in diese unnatürliche Stellung spreizte. Wir haben freilich keinen Grund für die Annahme, daß dieses Exemplar von Iguanodon als Mumie in die Wealdenschichten eingebettet wurde wie die Trachodonmumien in den Kreideablagerungen von Wyoming, aber wir können mit Bestimmtheit aus der sehr bezeichnenden Haltung und Spreizung der Gliedmaßen den Schluß ziehen, daß das Tier mit durch die Verwesungsgase weit und prall aufgetriebenem und später geplatztem Bauche zuerst trieb, dann niedersank, endlich von Schlamm eingehüllt und vor weiterer Zerstörung geschützt wurde.

Wir haben, als wir die näheren Umstände des Unterganges der Pikermifauna zu schildern versucht haben, auch auf die rasche Zerstörung hingewiesen, welcher selbst die größten Formen der afrikanischen Tierwelt, wie die Elefanten und Nashörner, unterliegen, wenn sie in der Steppe verenden und dort zum Mahle der Raubtiere und Aasfresser dienen. Die gleiche Voraussetzung dürfen wir wohl auch für die Verhältnisse machen, die während der Wealdenzeit geherrscht haben. Die Kadaver der in freier Wildbahn verendeten Iguanodonten sind wohl sehr rasch durch die verschiedenen großen und kleinen Räuber, allen voran durch den gewaltigen Megalosaurus, zerfetzt und verschleppt worden, so daß schon nach kurzer Zeit die freiliegenden Kadaver zerstört gewesen sein müssen; dann konnten nur vereinzelte Knochen und Zähne bei Regengüssen verschwemmt werden und in einem ruhigen, schlammerfüllten Tümpel vor weiterer Zerstörung gerettet werden, da ja auch die schmelzbedeckten Zähne verwittern und zerbröckeln,

wenn sie den Einflüssen von Hitze, Wasser und Wind längere Zeit hindurch ausgesetzt bleiben.

Die Iguanodonten von Bernissart müssen daher verhältnismäßig rasch nach ihrem Tode an ihren Begräbnisplatz gelangt sein, da die meisten Skelette vollständig sind und nur wenige Exemplare Spuren vorgeschrittener Verwesung erkennen lassen (Fig. 336). Welche Ursachen im Spiele gewesen sind, die nicht einmal, sondern zu wiederholten Malen die verhältnismäßig frischen Leichen an ihren Begräbnisplatz in der „Iguanodontenschlucht“ gebracht haben, das entzieht sich heute noch unserer Erkenntnis und wir sind, wenn wir dieses Rätsel lösen wollen, nur auf Vermutungen angewiesen. Halten wir einstweilen daran fest, daß die 29 Iguanodonten von Bernissart nicht gleichzeitig verendet sind, sondern daß zwischen dem Tode der einzelnen Tiere geraume Zeit verstrichen sein muß, da sich die Reste auf eine Schichte von 34 m Mächtigkeit verteilen. Halten wir weiter fest, daß der Fundort der Iguanodonten nicht ihr Wohnort und auch nicht ihr Todesort gewesen sein kann, sondern daß sie in verhältnismäßig kurzer Zeit nach ihrem Tode von den Fluten eines langsam strömenden Flusses an ihren Begräbnisplatz gebracht worden sind, zusammen mit stromab treibenden Fischleichen, toten Krokodilen und toten Schildkröten, die in diesem „Friedhof der Namenlosen“ ihre Ruhe fanden. So heißt eine Uferstelle unterhalb Wiens am rechten Donauufer, wo mit auffallender Regelmäßigkeit die Leichen der in Wien in die Donau gesprungenen Selbstmörder angetrieben werden (31). Wir werden annehmen dürfen, daß auch in Bernissart die Fundstelle der Iguanodonten und der übrigen Fossilreste einen solchen Uferplatz bezeichnet, an den immer wieder durch lange Zeiträume hindurch die Kadaver der stromaufwärts verendeten und stromab getriebenen Tiere zur Ruhe gelangten.

Daß sich sowohl die Iguanodonten als auch die Megalosaurier in den Sumpfgebieten und an den Ufern der Seen aufgehalten haben, geht aus den Fährten hervor, die man in England und Hannover gefunden hat und die mit Sicherheit sowohl mit Iguanodon als auch mit Megalosaurus (oder einem verwandten Raubdinosaurier) in Beziehung zu bringen sind. Die dreizehigen, großen Fährten sind von den Iguanodonten, die vierzehigen, bei denen noch der Abdruck der Großzehe erhalten ist, die seitlich gestellt war, von den Raubdinosauriern in den Schlamm eingedrückt worden (Fig. 310). Auch einzelne Abdrücke von Krallen selbst sind gefunden worden, die als Epidermalbildungen in den Wealdensandsteinen, Tonen oder Mergeln nicht erhaltungsfähig waren.

Aber auch die sonst so widerstandsfähigen Knochen sind, wie mir M. BALLERSTEDT am 6. Januar 1918 brieflich mitteilte, in den Wealdensandsteinen der Gegend von Bückeburg nicht erhalten. Sie sind gänzlich zerstört und an ihre Stelle ist eine specksteinartige, strukturlose Masse getreten, die leicht entfernt werden kann, so daß dann sowohl der Abdruck der Oberfläche des Knochens wie auch die Ausfüllung eventueller Hohlräume in Gestalt von Steinkernen zum Vorschein kommt. M. BALLERSTEDT hat die Freundlichkeit gehabt, mir die Abbildung dreier Hirnhöhlenausgüsse von Krokodilen zu übersenden, die in den Wealdensandsteinen des Harrl bei Bückeburg gefunden worden sind, und bei denen keine Spur der Schädelknochen selbst erhalten war. Derartige Auflösungserscheinungen von Knochen sind, wie mir mein Freund und Kollege R. MUCH mitteilt, auch in Torfmooren beobachtet worden und man hat sogar zuweilen die Gehirne menschlicher Leichen in überraschend gutem Erhaltungszustande angetroffen, während die Knochen selbst zu einer mulmigen Masse zerstört waren. Das sind wohl Erscheinungen, die mit der Auflösung des phosphorsauren Kalkes der Knochen durch Humussäuren zusammenhängen dürften und einer näheren Untersuchung wert wären. Vielleicht würde dies Licht auf die Umstände werfen, unter denen die Schichten des Wealden von Bückeburg gebildet worden sind. Übrigens ist ein ähnlicher Erhaltungszustand oder richtiger Zerstörungszustand der Knochen auch in den Elginsandsteinen Schottlands beobachtet worden, in denen nur die Abdrücke der Skelettreste, aber nicht diese selbst erhalten sind; wie F. VON HUENE (1913) berichtet, sind im Stagonolepis-Sandstein von Lossiemouth bei Elgin die Knochen entweder nur als weiße, leicht zerreibliche Substanz erhalten (32) oder gänzlich verschwunden, so daß an Stelle der Knochen nur die Hohlräume übrig sind; mitunter sind aber diese Hohlräume von einer mulmigen, eisenschüssigen, mit den Hohlraumwänden fest verbackenen Substanz erfüllt, so daß eine Freilegung der Hohlräume ganz unmöglich ist. Eine nähere Untersuchung der Faktoren, welche in diesen beiden Fällen, im Wealden von Bückeburg und in der Trias Schottlands, zu einer Zerstörung der Knochen geführt haben, würde für die Lösung der Frage nach den allgemeinen Verhältnissen der beiden Gebiete von großer Wichtigkeit sein. Im Falle der Wealdensandsteine von Bückeburg scheint es mir fast sicher zu sein, daß die Zerstörung der Knochensubstanz nicht in eine jüngere geologische Epoche fällt, sondern schon unmittelbar mit dem Beginne des Fossilisationsprozesses einsetzte.

In den Bückeburger Sümpfen muß ein reiches Tierleben geherrscht haben. Sind uns auch von den vielen Lebewesen, die die Wasserlachen bevölkerten, nur die Reste weniger Formen, wie der

Sumpfschnecke Paludina fluviorum und an anderen Orten Schalen von Melania strombiformis, Unio, Corbula, Pisidium, vor allem aber eine sehr große Zahl verschiedener Cyrena-Arten (35 Arten) erhalten geblieben, zu denen noch die Reste von Cypris treten, die ein Hauptfutter der reichen Fischwelt dieser Sümpfe gebildet haben dürften, so ist dies doch nur ein kleiner Ausschnitt aus dem Tierleben der Wealdensümpfe. Weite Wasserflächen wechselten mit Dschangeln ab; das ganze Gebiet bot wohl einen Anblick wie das Deltagebiet eines großen Stromes, der in das Meer seine Sand- und Schlammmassen vorschob. Viele Bestände von vereinzelten Cycadofilicineen (z. B. Pterophyllum Lyellianum), fichtenartigen, hochstämmigen Bäumen, Zedern, Sequoien und Gingkoaceen auf den Inseln wechselten mit Farndickichten und toten Stromteilen ab. Eine tropische Sonne brütete über der von feuchter Treibhaustemperatur erfüllten Landschaft. Landeinwärts schlossen sich Pflanzenformationen an, die auf ein trockeneres Klima deuten; hier wird wohl der Standort der von den Strömen gegen die Ufersümpfe geschwemmten Koniferenbäume gewesen sein, während die Deltainseln vielleicht nur vereinzelten Baumwuchs zeigten. Nur in diesen groben Umrissen vermögen wir die Linien des Landschaftsbildes der Wealdenzeit anzudeuten. Trotz der verhältnismäßig reichen Funde, die wir aus den Ablagerungen der Ufersümpfe und Seen des Wealdengebietes Englands, Belgiens und Deutschlands geborgen haben, vermögen wir es doch nicht, greifbarere Züge in dieser Landschaft festzuhalten, in der die Iguanodonten neben den großen Megalosauriern und Sauropoden die Beherrscher des Festlandes bildeten, während der riesige Ornithodesmus latidens mit 5 m Flügelspannweite über den Sumpfflächen und Seen dahinschwebte. Aber diese merkwürdigen, der lebenden Tierwelt durchaus fehlenden, fremdartigen Typen, deren Skelettreste uns ihre Rekonstruktion in befriedigender Weise ermöglichen, verleihen dem hypothetischen Landschaftsbilde der Wealdenzeit doch immerhin ein so bestimmtes Gepräge, daß wir dieses Lebensbild aus der unteren Kreidezeit noch als eines der charakteristischesten aus der Zeit der Reptilienherrschaft betrachten dürfen.

Literaturnachweise.

(1) a) L. DOLLO, Première-Cinquième Note sur les Dinosauriens de Bernissart. — (Bulletin Musée R. d'Hist. Nat. Belgique, Vol. I, 1882, p. 161 und 205; Vol. II, 1883, p. 85 und 223; Vol. III, 1884, p. 129.)

b) Derselbe, Note sur la Présence, chez les Oiseaux, du troisième trochanter des Dinosauriens, et sur la Fonction de celui-ci. — (Ebenda, Vol. II, 1883, p. 13.)

c) Derselbe, L'appareil sternal de l'Iguanodon. — (Revue quest. scient., Vol. XVIII, 1885, p. 664.)

d) Derselbe, Note sur les ligaments ossifiés des Dinosauriens de Bernissart. — (Archives de Biologie, Vol. VII, 1886, p. 249.)

e) Derselbe, Sur la signification du Trochanter pendant des Dinosauriens. — (Bull. scientifique Giard, Vol. XIX, 1888, p. 775.)

f) Derselbe, Iguanodontidae et Camptonotidae. — (Comptes Rendus Acad. Sci., Paris, Vol. CVI, 1888, p. 775.)

g) Derselbe, Les Vertébrés vivants et fossiles dans le Musée Royal d'Histoire naturelle de Belgique. — (Guide illustré des Musées de Bruxelles, édité par le Touring Club de Belgique, 1914.)

h) Derselbe, Les Allures des Iguanodons, d'après les Empreintes des pieds et de la queue. — (Bull. scientif. de la France et de la Belgique (Giard), Vol. XL, Paris 1905, p. 1.)

(2) Kürzlich ist von H. F. OSBORN ein Exemplar des Agamiden Physignathus Lesueurii, Gray, in bipeder Laufstellung abgebildet worden (H. F. OSBORN: Skeletal Adaptations of Ornitholestes, Struthiomimus, Tyrannosaurus. — (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, Vol. XXXV, Art. XLIII, Jan. 1917, p. 733—771.) Die Körperhaltung ist dieselbe wie bei der Laufstellung von Chlamydosaurus Kingi (nach SAVILLE KENT).

(3) F. BARON NOPCSA, Notizen über Dinosaurier, I.—V. Teil. — (Centralbl. f. Mineral. etc., 1917, p. 203, 332, 348; 1918, p. 186, 235.) Vgl. insbesondere l. c., 1917, p. 348—351, „Über die Pubis der Orthopoden."

(4) N. G. LEBEDINSKY, Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Vogelbeckens. — (Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. L, Jena 1913, p. 723.)

(5) L. DOLLO, Les Dinosauriens adaptés à la vie quadrupède secondaire. — (Bull. Soc. Belge Géol. Paléont. Hydrol., Bruxelles, T. XIX, 1905, p. 441.)

(6) W. D. MATTHEW, Dinosaurs. — New York, Am. Mus. Nat. Hist., 1915, p. 103.

(7) L. HECK, Neubearbeitung von Brehms Tierleben, Säugetiere, Bd. I, 1912, p. 243, 250, 255.

(8) M. BALLERSTEDT, Bemerkungen zu den älteren Berichten über Saurierfährten im Wealdensandstein und Behandlung einer neuen, aus 5 Fußabdrücken bestehenden Spur. — (Centralblatt f. Mineral. etc., 1914, Nr. 2, p. 48.)

(9) O. ABEL, Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere, 1912, p. 496.

(10) F. NOPCSA, Die Dinosaurier der siebenbürgischen Landesteile Ungarns. — (Jahrb. d. kgl. ung. geol. Reichsanstalt, Bd. XXIII, 1. Heft, Budapest 1915, p. 17.)

(11) Claosaurus ist ident mit Trachodon.

(12) G. HEILMANN, Fuglenes Afstamning. — Kjøbenhavn, 1916, Fig. 55, p. 81.

(13) L. DOLLO, Les Dinosauriens de la Belgique. — (Comptes Rendus Acad. Sci., Paris 1903, T. CXXXVI, p. 565.)

(14) O. ABEL, Paläobiologie der Wirbeltiere, 1912, p. 347.

(15) J. W. HULKE, An Attempt at a Complete Osteology of Hypsilophodon Foxi. — (Philos. Transactions, London, Vol. CLXXIII, 1883, p. 1035.)

F. VON NOPCSA, Notes of British Dinosaurs. — Part I: Hypsilophodon. — (Geol. Magazine, London 1905, p. 203.)

O. ABEL, Die Bedeutung der fossilen Wirbeltiere für die Abstammungslehre. — (In „Die Abstammungslehre", Jena, G. Fischer, 1911, p. 217.)

Derselbe, Grundzüge d. Paläobiologie d. Wirbeltiere, 1912, p. 395.

G. HEILMANN, Fuglenes Afstamning. — Kopenhagen 1916, p. 101.

O. ABEL, Die Stämme der Wirbeltiere. — Berlin u. Leipzig 1919, p. 617.

(16) O. ABEL, Die Vorfahren der Vögel und ihre Lebensweise. — (Verhandl. d. k. k. zool. bot. Ges., Wien, Bd. LXI, 1911, p. 144.)

(17) A. CARLSSON, Über Dendrolagus dorianus. — (Zool. Jahrbücher, Abt. f. System., Bd. XXXVI, 6. Heft, Jena 1914, p. 580, 607.)

(18) J. W. HULKE, Polacanthus Foxi, a Large Undescribed Dinosaur from the Wealden Formation in the Isle of Wight. — (Philosophical Transactions, London 1881, p. 653.)

F. BARON NOPCSA, Notes on British Dinosaurs. — Part II: Polacanthus. — (Geological Magazine (V.), Vol. II, London 1905, p. 241.)

O. ABEL, Die Stämme der Wirbeltiere, 1919, p. 645.

(19) Als Stütze meiner Auffassung verweise ich insbesonders auf die Studie von H. STEINER: Das Problem der Diastataxie des Vogelflügels (Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. LV, Jena 1917, p. 221), der eine vorzüglich gezeichnete Rekonstruktion eines „Proavis" (Taf. II) beigegeben ist, die durchaus meiner Vorstellung von dem Aussehen eines solchen, wenn auch bis jetzt nicht durch fossile Funde belegten und daher einstweilen rein hypothetischen Vogelahnen entspricht.

(20) L. DOLLO, Première Note sur les Crocodiliens de Bernissart. — (Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, T. II, 1883, p. 309 und 321.)

(21) O. ABEL, Die Stämme der Wirbeltiere. — 1919, p. 546.

(22) L. DOLLO, Première Note sur les Cheloniens de Bernissart. — (Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg., T. III, 1884, p. 63.)

(23) R. W. HOOLEY, On the Skeleton of Ornithodesmus latidens, an Ornithosaur from the Wealden Shales of Atherfield (Isle of Wight). — (Quart. Journ. Geol. Soc., London 1913, Vol. LXIX, p. 372.)

(24) L. DOLLO, Note sur le Batracien de Bernissart. — (Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg., T. III, 1884, p. 85.)

(25) R. H. TRAQUAIR, Les Poissons Wealdiens de Bernissart. — (Mémoires Musée Hist. nat. Belg., Bruxelles, 1. Mai 1911, p. 1—64.)

(26) A. SMITH-WOODWARD, On a Mammalian Tooth from the Wealden Formation of Hastings. — (Proc. Zool. Soc., London, 17. Nov. 1891, p. 585.)

(27) A. C. SEWARD, La Flore Wealdienne de Bernissart. — (Mémoires Musée Hist. nat. Belg., Bruxelles, T. I, No. 1, 1901, p. 1.)

(28) É. DUPONT, Guide dans les collections du Musée Royal d'Histoire naturelle de Belgique. — Bernissart et les Iguanodons. — 1897, p. 19: „Des restes d'Iguanodons ont été rencontrés vers le fond de la vallée Wealdienne de Bernissart sur une épaisseur de couches de 34 mètres. . . ."

(29) H. F. Osborn, Integument of the Iguanodont Dinosaur Trachodon. — (Memoirs Amer. Mus. Nat. Hist., New York, N. S., Vol. I, Part 2, June 1912, p. 33—54, Pl. V—X, Figs. 1—13.)

(30) O. Abel, Allgemeine Paläontologie. — (Sammlung Göschen, Berlin u. Leipzig 1917, p. 48.)

(31) F. König, Die plastische und malerische Rekonstruktion fossiler Tiere und ihre Beziehungen zur Musealtechnik. — (Monatsblätter d. wissenschaftl. Klub in Wien, XXXII. Jahrg., 1911, Nr. 12, p. 93.)

Derselbe, Katastrophaler oder normaler Untergang und Erhaltung der Wirbeltiere. — (Mitteilungen der Sektion f. Naturkunde d. öst. Touristenklub in Wien. — XXVI. Jahrg., Nr. 6—8, August 1914, p. 4.)

(32) F. von Huene, Über die reptilführenden Sandsteine bei Elgin in Schottland. — (Centralbl. f. Mineral. usw., 1913, Nr. 19, p. 619.)

VII. Das Tierleben am Atlantosaurusstrome in Nordamerika und am Tendagurudelta in Ostafrika während der unteren Kreidezeit und oberen Jurazeit.

Ungefähr zu derselben Zeit, in der sich in Europa die Wealdensümpfe als das Deltagebiet eines großen Stromes über das südliche England, einen Teil des nordwestlichen Deutschlands, Belgiens und Nordfrankreichs erstreckten, dehnten sich in Nordamerika weite, wahrscheinlich von einem sehr langsam dahinfließenden, großen Strom bedeckte Flächen aus, in denen die sogenannten Atlantosaurus-Beds zur Ablagerung kamen. Der Beginn ihrer Bildung fällt aber aller Wahrscheinlichkeit nach in eine frühere Zeit der Erdgeschichte als die Wealdenzeit und dürfte schon in den oberen Jura, also in dieselbe Zeit fallen, in der die lithographischen Schiefer des Altmühlgebietes Bayerns entstanden sind.

Die Atlantosaurus-Schichten sind durch die überaus reichen Funde an riesenhaften Dinosauriern, unter denen der Diplodocus wohl der berühmteste ist, weltbekannt geworden. Sie sind von manchen Forschern unter anderen Namen beschrieben worden; die Bezeichnungen als „Morrison-Beds" (nach CROSS), „Como-Beds" (nach SCOTT) und „Beulah-Shales" (nach JENNEY) wurden zwar vielfach angewandt, haben sich aber nicht einbürgern können (1). Diese Ablagerungen reichen in nordsüdlicher Ausdehnung von Billings in Süd-Montana bis Neu-Mexiko und treten an zahlreichen Stellen am Rande der Bighorn Mountains in Nordost-Wyoming, der Black Hills in Süd-Dakota, im Hartville-Distrikt in Laramie, sowie in einem langen Streifen an der Ostseite der Rocky Mountains in Südost-Wyoming und Ost-Colorado zutage (Fig. 337). Sie überlagern in Wyoming die marinen Baptanodon-Schichten der oberen Juraformation und müssen daher ihrem geologischen Alter nach als Schichten betrachtet werden, deren Entstehung an die Grenze der Jura- und Kreideformation fällt (2).

Die Entstehung der Atlantosaurus-Beds ist vielfach diskutiert und sehr verschieden beurteilt worden. C. A. WHITE hat die Ansicht vertreten, daß es sich in diesen Bildungen um Absätze aus Süßwasserseen, aber nicht aus Ästuarien oder großen Strömen handelt und daß die regelmäßige Schichtung entschieden für diese Auf-



MORRISON AND COMANCHE

Area underlain by Morrison formation (*eastern limit mostly hypothetical*)

Area underlain by Comanche series

Outcrop of Kiowa shale and Cheyenne sandstone

Fig. 337. Die oberjurassischen, bis in die untere Kreide (Wealden) hineinreichenden Schichten mit den reichen Fundstellen von Dinosauriern und Ornithischiern (Atlantosaurus Beds oder Como Beds) entsprechen der Morrisonformation, die am Ostabhang der Rocky Mountains und der Laramie Range sowie in Wyoming zwischen den Bighorn Mountains und den Black Hills ausgebildet, aber zum Teil von jüngeren Bildungen überdeckt ist. Diese Schichten senken sich nach Osten zu, indem sie von jüngeren Schichten überlagert werden. Die Comanche-Series entspricht dem Neokom Europas (über dem Wealden). (Nach N. H. DARTON.)

fassung spricht. J. B. HATCHER war der Meinung, daß im Gegenteil alle Anzeichen und Merkmale der Lagerung und Fossilführung dafür sprechen, daß die Atlantosaurus-Beds in einem Gebiete zur Ablagerung gekommen sind, das aus vielen flachen, seichten, größeren und kleineren Seen bestand, die durch Flußkanäle unter-

einander in Verbindung standen. Zwischen diesen Seen dehnten sich nach der Ansicht HATCHERs stattliche Wälder und weite Savannenflächen aus; an den Ufern der flachen Seen, in denen die Mehrzahl der in ihren Ablagerungen begrabenen Dinosaurier lebte, finden sich vereinzelte Schichten mit Wellenfurchen (Rippelmarken) und Fährten von Dinosauriern.

In einzelnen Aufschlüssen der Atlantosaurus-Beds, wie im „Bone-Cabin-Quarry“ in Wyoming, ungefähr 12 Meilen nördlich von der Union Pacific Railroad, ist eine so große Anhäufung von Dinosaurierknochen beobachtet worden, daß man auf ihre Zusammenschwemmung durch eine Strömung geschlossen hat. H. F. OSBORN lehnte diese Erklärung unter dem Hinweise ab, daß Flußströmungen die herabgeschwemmten Kadaver über eine weite Fläche zu verstreuen und rasch mit Sand oder Schlamm zu überdecken pflegen und daß von den dergestalt eingebetteten Kadavern fast immer vollständige Skelette erhalten bleiben, während die Überreste der Dinosaurier in den Atlantosaurus-Beds nur sehr selten aus vollständigen Skeletten bestehen. Meist sind die Elemente der Dinosaurierskelette wirr durcheinandergeworfen, die einzelnen Gliedmaßen und Rippen aus dem Verbande mit der Wirbelsäule gerissen und verstreut. Daher nimmt OSBORN an, daß es sich an diesen fossilreichen Fundstellen um das Gebiet von Sandbänken in einem Flusse handelt, welche die mehr oder weniger verwesten, langsam herabtreibenden Kadaver von Dinosauriern, Ornithischiern, Krokodilen und Schildkröten aufhielten, die an verschiedenen stromaufwärts gelegenen Stellen verendeten und dann in größeren Mengen an einer solchen Stelle angehäuft wurden.

Diese Erklärung OSBORNs scheint in der Tat die befriedigendste Lösung für das Problem der Entstehung lokaler Knochenanhäufungen in den Atlantosaurus-Beds zu sein, die ja keineswegs an allen Aufschlüssen einen so erstaunlichen Reichtum an Fossilresten bergen, wie er uns von einigen Fundstellen bekannt geworden ist und wo in wirrem Durcheinander die Skelettreste von Diplodocus, Stegosaurus und anderen Reptilien nebeneinander liegen. Verschiedene Knochen zeigen die Bißspuren von Raubtierzähnen; vielleicht haben die großen Raubdinosaurier derartige Leichenfelder aufgesucht, um an den verwesenden Kadavern ihre Mahlzeiten zu halten. Während die Iguanodonten und die Krokodile von Bernissart in prächtiger Erhaltung überliefert worden sind, finden wir in den Atlantosaurus-Beds die Skelette im Zustande starker Zerstörung und wir sind in diesem Falle in der Lage, mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit die Umstände scharf zu unterscheiden,

unter denen das Fossilwerden in den beiden so sehr verschiedenen Fällen erfolgte.

Schon vor langer Zeit waren vereinzelte Funde von Gliedmaßenknochen, Schädelbruchstücken, Wirbeln und anderen Skelettelementen in den Atlantosaurus Beds gemacht, aber vollständigere Skelette mit Ausnahme des von O. C. MARSH beschriebenen prächtigen Skelettes von Brontosaurus excelsus nicht gefunden worden. Erst gegen Ende der 90er Jahre des vergangenen Jahrhunderts wurden infolge energischerer Nachsuche an verschiedenen Punkten, namentlich in Wyoming und in Colorado, eine Reihe von außerordentlich reichen Fundorten erschlossen.



Fig. 338. Der erste Fund eines Dinosauriers (Hinterextremität von Diplodocus) in den Morrison Beds (= Atlantosaurus Beds) des „Bone Cabin Quarry", entdeckt und aufgeschlossen durch H. F. Osborn im Frühjahre 1898. Der Steinbruch liegt in Wyoming, in der Nähe des Medicine Bow River, und hat eine große Zahl sehr wertvoller Funde geliefert. (Nach H. F. OSBORN.)

Der erste dieser Fundorte, der als der „Great Dinosaur Quarry" oder „der große Dinosauriersteinbruch" in der paläontologischen Literatur bekannt geworden ist, wurde von W. GRANGER auf einer vom American Museum of Natural History in New York ausgesandten Expedition im Jahre 1897 entdeckt (3).

Als H. F. OSBORN die Fundstelle zum erstenmale besuchte, schienen zwischen den prächtigen, in voller Frühlingsblüte stehenden Blumen, den blühenden Kakteen und den verkrüppelten Wüstensträuchern einige dunkelbraune Gesteinsblöcke zu liegen. Aber die nähere Untersuchung ergab, daß diese vermeintlichen Steinblöcke nichts anderes waren als ausgewitterte Dinosaurierknochen. Ein mexikanischer Schafhirte hatte schon früher diese Knochen, als die einzigen härteren Objekte, deren er habhaft werden konnte, gesammelt und sie zu den Fundamenten seiner Hütte verwendet. Seither heißt dieser Fundort in der Nähe der ruinenhaften Hütte am Ende des kleinen Tales, eines „draw", in der Nähe des Medicine Bow River, der „Bone Cabin Quarry" und ist auch unter diesem Namen in der paläontologischen Literatur bekannt.

Schon nach kurzem Suchen entdeckte H. F. OSBORN einen etwa 2 m langen Oberschenkelknochen, dessen oberes Ende aus dem Erdreich herausragte. Die Nachgrabungen ergaben, daß sich an ihn der Unterschenkel und an diesen der Hinterfuß anschloß, in allen Teilen unversehrt und in natürlichem Verbande der Skelettelemente. Dieser Gliedmaßenrest erwies sich später als der erste Fund der Hinterextremität des Riesendinosauriers Diplodocus (Fig. 338).

Nun folgten Jahre harter Arbeit und angestrengten Suchens nach weiteren Funden.

Mit Spitzhaue und Schaufel, zuweilen auch mit Dynamit, mußte das Gestein gelockert und abgetragen werden, um die Knochenreste aufzuschließen. Die mühevolle Arbeit fand jedoch ihren reichen Lohn in der außerordentlich großen Zahl von Dinosaurierresten, die H. F. OSBORN scherzweise „a veritable Noah-Ark deposit" nannte und die allein ein Museum füllen könnten. Die Reste des gigantischen Diplodocus sind vermischt mit denen der zarten, kleinen Raubdinosaurier, die schwergepanzerten Typen mit den leichtknochigen, vogelartigen Ornithischiern. Der „Beinhüttensteinbruch" hat besonders schöne und vollständige Reste von Gliedmaßen großer Raubdinosaurier geliefert, die vom Beckengelenk bis zu den Zehenspitzen unverletzt geblieben sind. Andere Reste waren dagegen so schlecht erhalten und vom Gesteinsdruck deformiert oder zerstört, daß man sich nicht der Mühe ihrer Bergung und Konservierung unterzog, die bei den Dinosaurierresten dieser Schichten in der Regel sehr schwierig ist und nur durch wiederholtes Begießen der freigelegten Knochen mit Schellack und Eingipsen der Knochen, oft nur durch Anlegen von Gipsverbänden geschehen kann. Obwohl sich der „Beinhüttensteinbruch" als eine sehr reiche Fundgrube erwies, so waren doch Schädel an dieser Fundstelle sehr selten und nur in Fragmenten anzutreffen.

Eine zweite, zu einer Berühmtheit gewordene Fundgrube in den Atlantosaurus Beds liegt im Herzen der Laramie-Plains, an den Como Bluffs. Bei der Ankunft der Expedition des amerikanischen Museums im Frühjahre 1897 war der Boden am Fuße dieser Klippen mit Knochensplittern übersät, die an den Wänden ausgewittert und herabgestürzt waren. Die später an dieser Stelle gefundenen Knochen waren so brüchig, daß sie nur unter sorgfältigster Anwendung der Methode des Eingießens der ganzen knochenhältigen Gesteinsstücke in Gips für eine weitere Präparation gerettet werden konnten.

Außer diesen beiden Fundstellen liegen in Wyoming noch zahlreiche andere „Dinosauriergruben" aus älterer und neuerer Zeit (Fig. 339, 340) (4). Seit dem ersten Dinosaurierfund durch O. C. MARSH

beim Lake Como im Jahre 1868, der aus einem unvollständigen Morosauruswirbel bestand, ist in Wyoming eine ungeheure Zahl von Dinosaurierknochen ausgegraben worden. Die wichtigsten Fundstätten liegen bei Morrison, Colo. (von Prof. A. LAKES und Capt. H. C. BECKWITH, U. S. N., 1877 entdeckt), bei Canyon City, Colo. (von M. P. FELCH 1878 entdeckt), bei Piedmont an der Ostseite der Black Hills in Süd-Dakota (von O. C. MARSH entdeckt), bei Billings in Süd-Montana, am Green River, in Utah, am Grand River in



Fig. 339 A. Steinbruch in den Morrison Beds (= Atlantosaurus Beds), der Fundschichte von Diplodocus, Stegosaurus etc., bekannt unter der Bezeichnung „Quarry Nr. 1“ oder „Marsh Quarry“, im Garden Park, Fremont County, Colorado. Die Photographie wurde 1901 aufgenommen, als der Steinbruch für das Carnegie Museum in Pittsburgh abgebaut wurde; er ist eine der ergiebigsten Fundstellen gewesen. Die ersten Funde an dieser Stelle machte 1876 die Familie von M. P. Felch. An derselben Fundstelle sammelten für Prof. O. C. Marsh 1877 S. W. Williston und für das Carnegie Museum in Pittsburgh 1900 J. B. Hatcher. (Nach CH. W. GILMORE.)

West-Colorado, bei den spanischen Minen in Ost-Wyoming, am Sheep-Creek (Albany County) in Süd-Wyoming und am Red Fork, einem Nebenfluß des Powder River am Südostrande der Bighorn Mountains in Wyoming. — Zu den reichsten Fundorten gehören die Aufschlüsse in der Gegend von Como in Wyoming, wo im Steinbruch Nr. 10 im August 1879 das erste Skelett von Brontosaurus excelsus entdeckt wurde, dem im Laufe der Jahrzehnte noch viele weitere sehr wertvolle Funde folgten; besonders ergiebig erwies sich

die Ausbeutung der im Steinbruche Nr. 13 aufgeschlossenen Schichten, wo 1885—1886 das vorzüglich erhaltene Skelett des Camptosaurus Browni gefunden wurde, das CH. W. GILMORE 1909 eingehend beschrieb. Die genauere Aufnahmekarte der Funde (Fig. 341) gibt eine sehr klare Vorstellung über die Art des Vorkommens der Knochenreste; die Leichen müssen längere Zeit frei auf der Sandbank gelegen und zerfallen sein; teilweise sind sie wohl auch von Raubtieren zerstückelt worden, bis eine Sandschichte sie von weiterer Zerstörung und Verschleppung schützte.



Fig. 339 B. Ansicht des „Marsh Quarry" (vgl. Fig. 339 A), aufgenommen zu der Zeit, in der Felch für Professor Marsh an dieser Stelle sammelte. (Nach einer Photographie von I. C. RUSSELL.)

Der von M. P. FELCH für Prof. O. C. MARSH ausgebeutete „Marsh-Steinbruch" an der Westseite des Oil Creek (Four Mile Creek) am Eingang zum Garden Park, 9—10 engliche Meilen O bei N von Canyon City, Colo., ist die Fundstätte der von W. H. UTTERBACK für das Carnegie-Museum in Pittsburgh ausgegrabenen Skelette von Haplocanthosaurus priscus und Haplocanthosaurus Utterbacki, die J. B. HATCHER 1903 beschrieb.

Das berühmte und in Gestalt von Gipsabgüssen auch in die großen europäischen Museen (Wien, Berlin, London, Paris, Bologna) gelangte Skelett von Diplodocus Carnegiei (5) ist im wesentlichen aus Resten zusammengesetzt worden, die im Jahre 1899 von J. L. WORTMAN im Steinbruche D am Sheep Creek (Albany County, Wyoming) ent-

deckt und durch J. B. Hatcher eingehend beschrieben wurden. Ein Jahr später kamen die Reste zweier weiterer Individuen von Diplodocus, ein Schädel und andere Skeletteile von Stegosaurus, ein großer Teil des Skelettes eines Brontosaurus und einige Reste von Morosaurus zum Vorschein. Wichtige Ergänzungen erfuhr unsere Kenntnis vom Skelettbaue der Dinosaurier durch Funde am Little Medicine Bow River in Wyoming (Fig. 340), wo Walter Granger 1898 das fast vollständige Skelett eines Brontosaurus entdeckte, dessen fehlende Teile nach Funden bei den Como Bluffs, Wyo. und im „Beinhüttensteinbruch", Wyo. ergänzt wurden. Dies im American



Fig. 340. Aushebung und Verpackung eines Dinosaurierskelettes in den Morrison Beds, etwa 9 Meilen nördlich vom Medicine Bow River in Wyoming: Skelett von Brontosaurus (montiert im Amer. Mus. Nat. Hist., New York, Fig. 342), in Teile zerlegt und diese eingegipst, um möglichst unbeschädigt transportiert werden zu können. (Nach W. D. Matthew.)

Museum of Natural History in New York aufgestellte Skelett (Fig. 342), dessen schwierige Montierung am 10. Febr. 1905 durch den Präparator A. Hermann beendet wurde, ist sonach kein einziges Individuum, wie die Iguanodontenskelette des Brüsseler Museums je ein einziges Individuum repräsentieren, sondern aus verschiedenen Funden kombiniert. Die Gründe dafür liegen in dem mehr zerstreuten Vorkommen der zwar sehr zahlreich entdeckten, aber fast durchaus unvollständigen Skelette in den Atlantosaurus Beds.

Fig. 343 zeigt den für die Geschichte der Paläontologie zu einer klassischen Fundstelle gewordenen Steinbruch in der Nähe

von Canyon City, der bei den Paläontologen als „Marsh-Steinbruch“ bekannt ist. Die dunklen Partien des Vordergrundes bezeichnen die Stellen, an denen O. C. MARSH und E. D. COPE lange Jahre hindurch nach Dinosauriern gegraben haben und an denen in neuerer Zeit UTTERBACK für das Carnegie-Museum in Pittsburgh gesammelt hat. Auch an der im Bilde mit A bezeichneten Stelle liegt ein schon von MARSH in Angriff genommener Ausgrabungsplatz; der Buch-

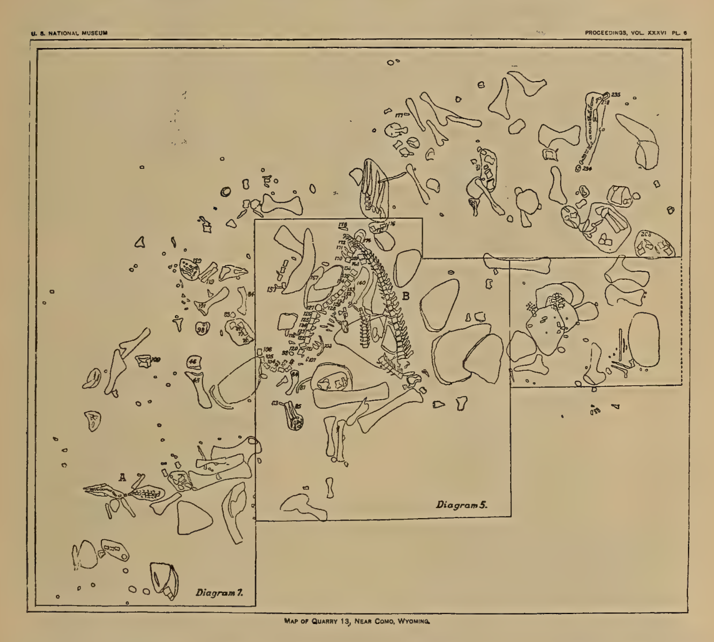


Fig. 341. Fundkarte von Dinosaurierskeletten im „Quarry 13“ bei Como in Wyoming, in den Morrison Beds, ausgegraben von Fred Brown für O. C. Marsh in den Jahren 1884—1886. *B* (Diagramm 5) zeigt die Anhäufung von Knochen eines Stegosaurus. Verstreut auf der Sohle der Grube liegen die Knochen von Camptosaurus (vgl. Fig. 361). (Nach CH. W. GILMORE.)

stabe B bezeichnet eine Schichte, die große Mengen von Schalen der Flußmuschelgattung Unio führte; an anderen Stellen treten Kalksteinlinsen auf, die von Süßwasserschnecken und Characeen erfüllt sind, wie an dem in der Photographie mit C bezeichneten Punkte. Ein anderes Bild (Fig. 340) zeigt die an Ort und Stelle vorgenommene Präparation und Verpackung des Brontosaurusskelettes, das in rekonstruiertem Zustande in Fig. 342 abgebildet ist.

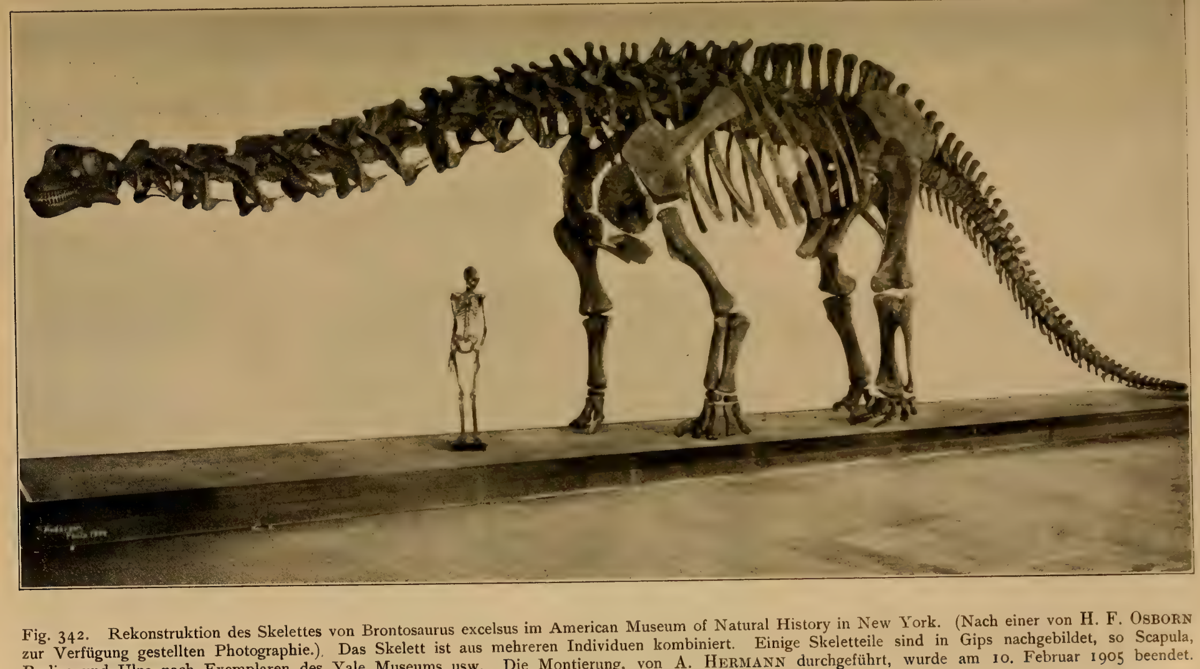


Fig. 342. Rekonstruktion des Skelettes von Brontosaurus excelsus im American Museum of Natural History in New York. (Nach einer von H. F. OSBORN zur Verfügung gestellten Photographie.) Das Skelett ist aus mehreren Individuen kombiniert. Einige Skeletteile sind in Gips nachgebildet, so Scapula, Radius und Ulna nach Exemplaren des Yale Museums usw. Die Montierung, von A. HERMANN durchgeführt, wurde am 10. Februar 1905 beendet. (Nach W. D. MATTHEW.)

Bevor wir darangehen, ein Lebensbild der von diesen Riesenreptilien bewohnten Gebiete Nordamerikas zu geben, wollen wir die Haupttypen derselben etwas eingehender kennen lernen.

Nach W. D. MATTHEW (1905) ist das jetzt im American Museum of Natural History in New York aufgestellte Skelett von Bronto-



Fig. 343. Ansicht eines Aufschlusses der Atlantosaurus Beds oder Como Beds beim Eingange in den Garden Park, 8 Meilen nordöstlich von Canyon City in Colorado. Nach einer Photographie von E. H. BARBOUR, aus J. B. HATCHER, Mem. Carnegie Mus., 1903.

saurus excelsus etwa 22 m (66 Fuß, 8 Inches) lang. Das Lebendgewicht dieses Riesen ist von W. K. GREGORY auf 38 Tons berechnet worden, das einem Gewicht von rund 34 500 kg entsprechen würde (Fig. 342).

Die Gesamterscheinung von Brontosaurus ist durchaus eigenartig und weicht von der aller lebenden Wirbeltiere vollständig ab.



Fig. 344. Modellrekonstruktion von Brontosaurus, ausgeführt von Ch. R. Knight, unter der Leitung von H. F. Osborn. (Nach H. F. OSBORN.)

Ein verhältnismäßig kleiner Schädel sitzt einem außerordentlich kräftigen Halse auf, dessen Wirbel mit langen und starken, hakenartig nach hinten gewendeten Halsrippen besetzt sind, die im vorderen Halsabschnitte mit dem opisthocoelen (das ist vorne gewölbten und hinten ausgehöhlten) Wirbelkörper in feste Verbindung treten,

im hinteren Halsabschnitte aber frei sein können. Die Verschmelzung der Halsrippen mit den Wirbelkörpern erinnert an die gleichartigen Verhältnisse bei den Vögeln, ebenso wie die Bildung von Hohlräumen in den Wirbeln, die erst in der Schwanzregion massiv werden. Die Gliedmaßenknochen sind dagegen durchaus massiv und enthalten weder Markröhren noch Hohlräume. Ebenso sind auch die Rippen sehr solid gebaut.

Die Hohlraumbildungen in den Wirbeln führt in einzelnen Fällen wie bei der mit Brontosaurus verwandten Gattung Camarasaurus (= „gekammerte Echse") zu einer sehr eigenartigen kaver-



Fig. 345. Rekonstruktion des Lebensbildes von Brontosaurus, ausgeführt von Ch. R. Knight unter der Leitung von H. F. Osborn. (Nach H. F. OSBORN.)

nösen Struktur, wobei der Wirbel aus einem System von sich kreuzenden dünnen Traversen und Platten, die als Trajektoren wirken, aufgebaut erscheint. So wird für die Muskelansätze der notwendige Raum bei minimalem Gewicht geschaffen.

Man hat in den letzten Jahren versucht, die großen sauropoden Dinosaurier, zu denen Brontosaurus gehört, als Tiere zu rekonstruieren, die eine Gliedmaßenstellung und Gangart wie die lebenden Reptilien, z. B. die Varane oder die Krokodile besaßen. Diese Annahme hat sich als durchaus unhaltbar herausgestellt und die schon vor langer Zeit von den nordamerikanischen Paläontologen, voran von O. C. MARSH angenommene steile, säulenartige Gliedmaßenstellung als die richtige erwiesen (Fig. 344). Die schweren Hinter-

beine trugen die Körperlast in ähnlicher Weise, wie dies bei den lebenden Elefanten der Fall ist (Fig. 345), während die Arme sich in ihrer Haltung dadurch von der Armhaltung der großen Rüsseltiere unterschieden, daß sie im Ellbogengelenk leicht eingebogen waren und die Ellbogen nach außen wendeten, so daß die Armstellung eine bulldoggartige gewesen sein muß.

Diese breitspurige Armstellung hängt wahrscheinlich damit zusammen, daß der Hals sehr schwer war, wenn auch sein Gewicht dadurch wesentlich vermindert gewesen ist, daß die Halswirbel im Inneren von Hohlräumen erfüllt gewesen sind. Die Halsmuskeln müssen, wie aus den kräftigen Halsrippen hervorgeht, sehr stark entwickelt gewesen sein.

Das Gebiß von Brontosaurus, das aus zahlreichen kleinen Zähnen bestand, ist kein Raubtiergebiß, sondern zeigt die bezeichnenden Merkmale eines Pflanzenfressergebisses. Die Nahrung kann aber wohl nur aus sehr weichen, saftigen Pflanzen bestanden haben,

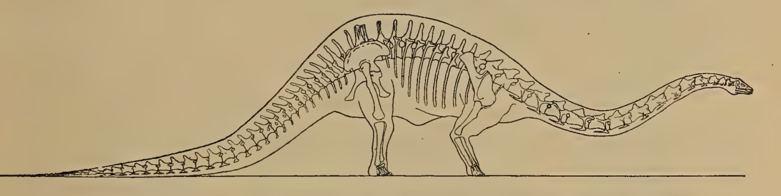


Fig. 346. Rekonstruktion des Skelettes von Diplodocus Carnegiei, Hatcher, aus den Atlantosaurus Beds (= Como Beds) Nordamerikas. Skelettlänge ungefähr 22 m. (Nach O. Abel, 1909.)

da die Zähne zu einem Zerbeißen oder gar zum Zerquetschen oder Zermahlen, wie wir dies für Iguanodon oder Trachodon annehmen müssen, gänzlich ungeeignet waren.

Über die Lebensweise von Brontosaurus sind verschiedene, zum Teil sich widersprechende Ansichten geäußert worden. R. Owen, dessen Meinung sich später auch E. D. Cope anschloß, hielt Brontosaurus für einen Bewohner seichten Wassers, der teilweise untergetaucht über den Boden dahinschritt, gelegentlich schwamm, aber zu einer Bewegung auf festem, trockenem Boden unfähig war. S. W. Williston hat dagegen eingewendet, daß ja Brontosaurus mindestens zur Eiablage Sandbänke oder das trockene Ufer aufgesucht haben müsse, da Reptilieneier nicht im Wasser abgelegt werden könnten. Diesen Einwurf bekämpfte W. D. Matthew mit dem Hinweise, daß ja bis jetzt noch nicht bewiesen sei, daß Brontosaurus ovipar gewesen ist, d. h. Eier legte, sondern daß es auch möglich sei, daß Brontosaurus vivipar gewesen ist, d. h. lebende Jungen zur

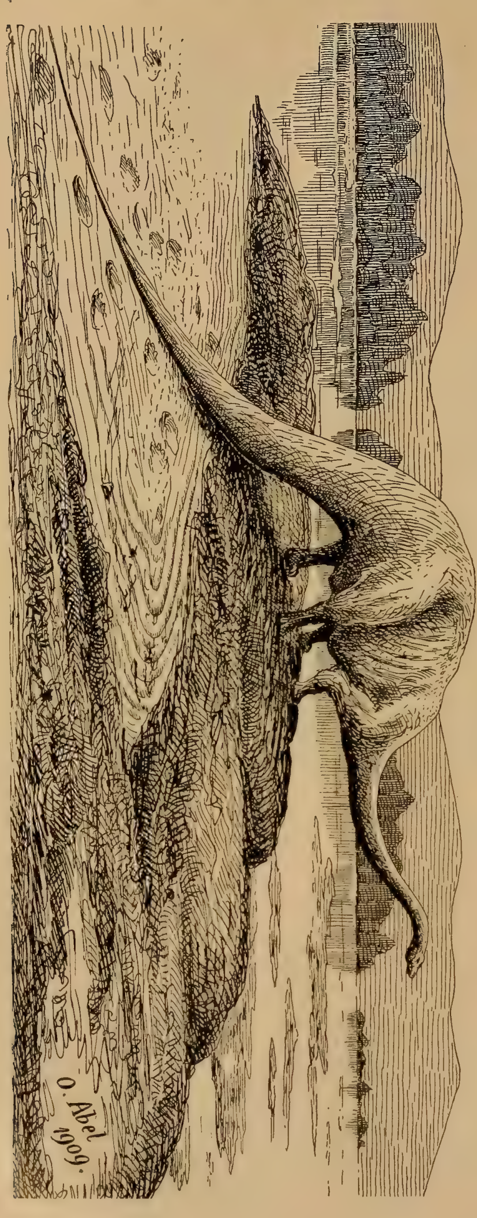


Fig. 347. Rekonstruktion des Diplodocus Carnegiei, Hatcher.

Welt brachte, und daß die Geburt derselben auch im Wasser geschehen sein könnte, wie wir dies ja auch für die Ichthyosaurier — ich möchte hier auch die Mosasaurier anfügen — annehmen müssen.

Später hat H. F. Osborn die Ansicht vertreten, daß die Brontosaurier amphibiotische Reptilien gewesen seien, die sich ebensowohl auf dem Lande wie im Wasser gleichmäßig zu bewegen vermochten, so daß an eine flußpferdartige Lebensweise zu denken wäre.

Endlich hatten E. S. Riggs und J. B. Hatcher die Ansicht zu verteidigen versucht, daß die Brontosaurier eine ausschließlich terrestrische Lebensweise führten. Es stehen sich somit folgende drei Ansichten gegenüber: 1. die Lebensweise von Brontosaurus war eine aquatische; 2. sie war eine amphibiotische; 3. sie war eine terrestrische.

Es ist nicht leicht, in dieser Frage ein entscheidendes Urteil zu fällen; ein sorgfältiges Abwägen aller biologischen Gesichtspunkte spricht jedoch dafür, daß die Tiere, ähnlich wie lebenden Flußpferde, eine amphibiotische Lebensweise führten. W. D. MATTHEW weist darauf hin, daß die schwere Konstruktion der Gliedmaßen in Verbindung mit dem leichten Skelettbaue des Rückens, Halses und Schädels für ein hauptsächlich im Wasser zugebrachtes Leben spricht. Hier fanden die Tiere eine reiche, aus saftigen und ihrem Gebiß entsprechenden Wasser- und Sumpfpflanzen bestehende Nahrung; hier waren sie ferner vor dem Angriffe der terrestrischen Raubdinosaurier so gut wie sicher. Das Wasser verminderte durch den Auftrieb das Gewicht des Körpers und verringerte so den Druck,

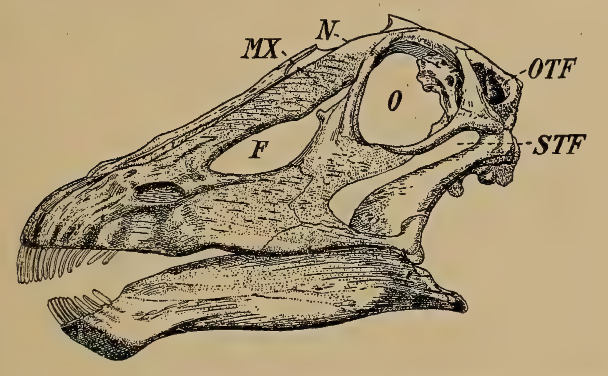


Fig. 348. Seitenansicht des Schädels von Diplodocus longus, Marsh, in $^1/_{10}$ der natürlichen Größe. (Nach W. J. HOLLAND, umgezeichnet von J. VERSLUYS.)
F = Foramen antorbitale. *Mx* = oberer Abschnitt des Supramaxillare. *N* = Nasenöffnung. *O* = Augenhöhle. *OTF* = Obere Schläfengrube. *STF* = Seitliche Schläfengrube.

der auf die nicht mit verknöcherten, sondern mit knorpeligen Gelenkflächen ausgestatteten Gliedmaßengelenke ausgeübt wurde; W. D. MATTHEW weist darauf hin, daß ein ähnlicher dicker Knorpelüberzug der Gliedmaßengelenke auch bei anderen aquatischen Wirbeltieren, die das Landleben mit dem Wasserleben vertauschten, zu beobachten ist, wie bei den Walen, Mosasauriern, Seeschildkröten usw. Die massiven, schweren Gliedmaßenknochen wirkten wie die Bleisohlen an den Schuhen der Taucher und ermöglichten den großen Sauropoden einen festen und sicheren Tritt auf dem Boden des Gewässers. Andererseits waren die Gelenkflächen in Hals und Rücken breit und paßten scharf aneinander, da sie nur durch eine dünne Knorpelschichte voneinander getrennt waren. So war der Druck über den Bereich der Gelenkfläche besser verteilt, und das volle Gewicht der

über das Wasser emporstehenden Körperteile konnte von den Gelenkflächen der durch Hohlräume sehr erleichterten Wirbel getragen werden, ohne daß der Knorpelbelag hindernd im Wege stand.

Betrachten wir das montierte Brontosaurusskelett, so fällt sofort auf, daß der leicht konstruierte, obere Teil des Skelettes von dem massiven, unteren Teil durch eine horizontale Linie geschieden ist, die vom Schulterblatt bis zum Hüftgelenk reicht; nur die vordersten Schwanzwirbel besitzen noch die kavernöse Struktur, die sich schon im vorderen Abschnitte des Schwanzes verliert und der massiven Wirbelstruktur Platz macht. Diese Linie ist nach W. D. MATTHEW als die normale Wasserlinie des Brontosauruskörpers anzusehen.

So brachten wahrscheinlich die ungemein schwerfälligen und stumpfsinnigen Riesen den größten Teil ihres Lebens stehend in seichten Seen oder Sümpfen zu, deren Oberfläche mit schwimmenden Wasserpflanzen auf weite Strecken hin bedeckt war.

Der zweite Riese unter den Sauropoden der Atlantosaurus Beds war Diplodocus (Fig. 346—349).

In vielen Merkmalen stimmt der Skelettbau dieses Sauropoden mit dem von Brontosaurus überein; in manchen anderen erweist sich jedoch Diplodocus als so abweichend spezialisiert, daß das Gesamtbild dieses riesigen Reptils, das eine Körperlänge von über 22 m erreichte, von dem des Brontosaurus ziemlich verschieden gewesen sein dürfte. Zu den auffallendsten, auch im Habitusbilde stark in Erscheinung tretenden Eigentümlichkeiten gehörte der längere und schlankere Hals sowie dessen Haltung, die eine S-förmige Krümmung aufgewiesen haben dürfte. Die Arme sind, wie ich 1910 darzulegen versucht habe, im Ellbogengelenk stärker geknickt gewesen, als dies bei Brontosaurus der Fall war. Der Schwanz lief in eine lange, dünne Peitsche aus.

Der Schädel zeigt mehrere Besonderheiten im Vergleiche zu Brontosaurus und Morosaurus (Fig. 350). Hierher gehört vor allem die Lage der äußeren Nasenöffnungen, die weit nach hinten gegen das Schädeldach zu verschoben sind. Würde noch jemand an der aquatischen Lebensweise dieser großen Sauropoden Zweifel hegen, so müßte ihn diese Lage der Nasenöffnungen, die sicher als eine spezielle Anpassung an das Leben im Wasser anzusehen ist, eines Besseren belehren. Nur bei jenen Wirbeltieren, die das Landleben mit dem Wasserleben vertauscht haben, ist diese eigenartige Verschiebung der Nasenöffnungen bekannt; wir kennen sie bei den Walen, bei den Sirenen, bei den Ichthyosauriern, Parasuchiern (Phytosauriden), bei der eigentümlichen Ungulatengattung Macrauchenia aus dem Plistozän Patagoniens usw. Daß die aquatischen Krokodile die Nasenlöcher ausnahmslos am Schnauzenende tragen, ist dadurch be-



Fig. 349. Rechte Hand von Diplodocus Carnegiei, Hatcher, aus dem oberen Jura (Atlantosaurus Beds) Nordamerikas. — Original im Am. Mus. Nat. Hist., New York. — a von innen, b von vorne, c von außen. — (Nach drei von H. F. OSBORN zur Verfügung gestellten Photographien.)

dingt, daß diese Reptilien eine klinonektonische Schwimmstellung und Schwebestellung besitzen, d. h. mit schräggestelltem Körper im Wasser liegen oder schwimmen, so daß sie beim Atemholen zuerst mit der Spitze ihrer Schnauze an die Wasseroberfläche gelangen, im Gegensatze zu den früher genannten Wasserbewohnern.

Daß Diplodocus steil gestellte Hinterbeine besaß und daß auch die Arme trotz der Einknickung im Ellbogengelenk als „steilstehende" Extremitäten zu bezeichnen sind, geht gegenüber den vor einigen Jahren aufgestellten Behauptungen von einer krokodilartigen oder varanartigen Gliedmaßenstellung von Diplodocus mit einwandfreier

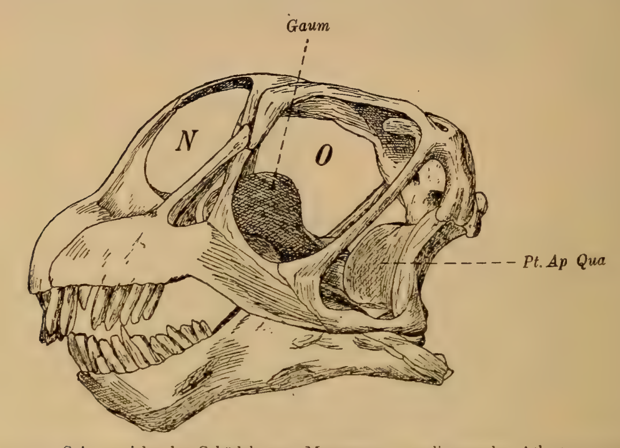


Fig. 350. Seitenansicht des Schädels von Morosaurus grandis aus den Atlantosaurus Beds von Wyoming. $^1/_7$ der natürlichen Größe.
(Nach H. F. OSBORN, umgezeichnet von J. VERSLUYS.)
Gaum = Knochen der Gaumenregion (Pterygoid ?). *N* = Nasenöffnung. *O* = Augenhöhle.
Pt Ap Qua = pterygoidale Apophyse des Quadratums.

Klarheit aus dem Baue von Hand und Fuß hervor. Die Hand ist ausgesprochen digitigrad, und es scheint nur der Daumen eine stärkere Kralle besessen zu haben. Die übrigen Fingerphalangen sind stark reduziert und die Metacarpalia schließen sich zu einer fast senkrecht stehenden Gruppe von zylindrischen Trägern des Armes in der Weise zusammen, daß die Mittelpunkte ihrer oberen Gelenkflächen einen Halbkreis unter der Handwurzel bilden; dies ist ein sicherer Beweis dafür, daß Diplodocus kein plantigrades Reptil gewesen sein kann, wie dies übrigens auch aus einer Reihe anderer Merkmale zur Genüge hervorgeht. Der Vergleich zwischen Brontosaurus und Diplodocus (Fig. 342, 349, 351, 352) zeigt die Unterschiede zwischen beiden Gattungen im Gliedmaßenbau.

Auch für Diplodocus werden wir, da die Wirbel im Prinzipe denen des Brontosaurus sehr ähnliche Hohlräume aufweisen, dieselbe Lebensweise wie für Brontosaurus anzunehmen haben. Diese Annahme erhält eine weitere Stütze durch das eigenartige Gebiß, das aus schlanken, rechenspitzenförmigen, stiftartigen Zähnen besteht, die auf das Vorderende der Schnauze beschränkt sind. Wahrscheinlich hat die Nahrung von Diplodocus gleichfalls aus flottierenden Wasserpflanzen bestanden, mit denen wohl auch verschiedene,

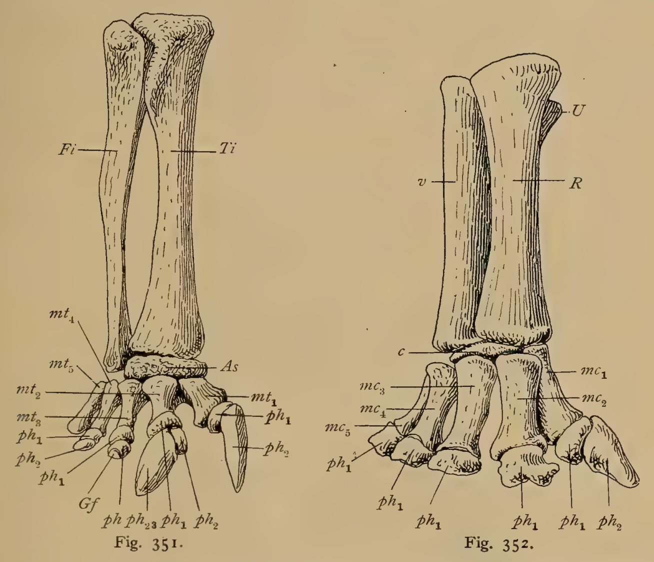


Fig. 351. Rechter Hinterfuß und Unterschenkel von Diplodocus Carnegiei, Hatcher, aus den Atlantosaurus Beds von Wyoming. $^1/_{11}$ der natürlichen Größe. (Nach J. B. Hatcher, 1901.)

As = Astragalus. *Fi* = Fibula. *Ti* = Tibia. mt_1—mt_5 = erstes bis fünftes Metatarsale. *Gf* = Gelenkfläche der zweiten Phalange der dritten Zehe. *ph* = Phalangen.

Fig. 252. Rechte Hand und Vorderarm von Brontosaurus excelsus, Marsh, aus den Atlantosaurus Beds von Wyoming. $^1/_{10}$ der natürlichen Größe. (Nach J. B. Hatcher.) *U* = Ulna. *R* = Radius. *c* = Carpalia (verschmolzen). *mc* = Metacarpalia. *ph* = Phalangen.

zwischen den Wasserpflanzen lebende Organismen wie Mollusken, Insekten usw. aufgenommen und nach dem Ablaufen des überschüssigen Wassers durch die Öffnungen des Zahnrechens verschluckt worden sind. Daß Diplodocus ein fischendes Tier war oder auf dem Boden der von ihm bewohnten Sümpfe und Seen gründelte, ist unwahrscheinlich.

Der dritte Typus der Sauropoden, der uns unter den verschiedenen Gattungen dieser Dinosaurier aus den Atlantosaurusschichten entgegentritt, ist durch Brachiosaurus gekennzeichnet, der auch in den Tendaguruschichten Deutsch-Ostafrikas gefunden worden ist (Fig. 353).

Während Brontosaurus und Diplodocus verhältnismäßig kurze Arme hatten und das Gesamtbild durch die Kürze der vorderen Glied-



Fig. 353. Rekonstruktion des Brachiosaurus, eines sauropoden Dinosauriers aus den Atlantosaurus Beds Nordamerikas und den Tendaguruschichten Deutsch-Ostafrikas (Oberer Jura). Die Länge des Humerus beträgt 2,10 m (gegenüber einer solchen von Diplodocus mit 0,95 m). (Nach O. ABEL, 1920.)

maßen wesentlich bestimmt worden sein muß, besaß Brachiosaurus außerordentlich lange Arme, die dem Körperprofil ein ganz verschiedenes Aussehen gegeben haben müssen, als wir es bei Brontosaurus und Diplodocus rekonstruieren konnten.

Unter den vielen merkwürdigen Riesenreptilien des Mittelalters der Erde oder der mesozoischen Periode ist Brachiosaurus eines der seltsamsten gewesen (6). Der riesige Körper, der aber

den des Brontosaurus und Diplodocus nicht erheblich an Größe übertroffen haben dürfte, wurde von vier gewaltigen Gliedmaßen getragen, die ungefähr gleiche Länge besessen zu haben scheinen. Bei einem Exemplar von Brachiosaurus Fraasi aus den Tendaguruschichten Deutsch-Ostafrikas (7) sind der Humerus und das Femur genau gleich lang, 170 cm. Diese gewaltige Länge wird von zwei anderen Oberarmknochen von Brachiosaurus Brancai aus denselben Schichten noch übertroffen, da der eine 210, der andere 213 cm lang ist, und beide somit die größten bis jetzt bekannten Oberarmknochen irgendeines fossilen Wirbeltieres darstellen. Im Zusammenhang mit der enormen Größe und Länge des Humerus steht die geradezu ungeheure Größe der Scapula (Fig. 355), die aber von der eines anderen Sauropoden (Fig. 382) noch übertroffen wird (8).

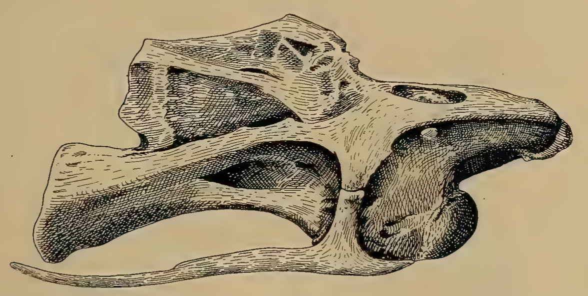


Fig. 354. **Halswirbel von Brachiosaurus Brancai, Janensch, aus den Tendaguruschichten (Oberjura) Ostafrikas. Größte Länge des Wirbels ca. 69 cm. (Nach W. JANENSCH.)**

Das Gesamtbild von Brachiosaurus muß daher, schon mit Rücksicht auf die bedeutende Höhe der Vorderextremität, welche die der hinteren erreichte, von Diplodocus und Brontosaurus sehr verschieden gewesen sein (Fig. 353).

Auf dem plumpen Körper, der in einem sich rasch verjüngenden, kegelförmigen Schwanz endete, saß ein sehr langer, schlanker Hals, der dem des Diplodocus in seiner Länge und Form sehr ähnlich gewesen sein dürfte. Die Halswirbel, die von Brachiosaurus altithorax aus den Atlantosaurus Beds noch unbekannt sind, aber bei einem Skelette von Brachiosaurus Brancai aus den Tendaguruschichten gefunden wurden, zeigen den kavernösen Bau, den wir schon bei den Wirbeln von Brontosaurus und Diplodocus kennen gelernt haben. Auch die Rumpfwirbel scheinen, wie aus den bisher veröffentlichten dürftigen Angaben über die bereits präparierten Skelettreste aus den Tendaguruschichten sowie aus dem Rumpf-

wirbelbaue der amerikanischen Art hervorgeht, eine kavernöse Beschaffenheit besessen zu haben.

Aus dem Baue der bisher bekannten Gliedmaßenteile geht mit voller Sicherheit hervor, daß von einer Arm- und Beinstellung, wie sie O. P. HAY und G. TORNIER (5) für die Sauropoden im allgemeinen und Diplodocus im besonderen annahmen, noch weniger die Rede sein kann wie bei Diplodocus. Die Stellung der Gliedmaßenabschnitte zueinander kann nur mit der der Elefanten und Dinoceraten oder mit jener der Arsinoitherien, kurz, mit der Gliedmaßenstellung der großen, plumpen Huftiere mit „Säulenbeinen" verglichen werden. Auch bei Brachiosaurus ist eine Armstellung mit leicht überknöcheltem oder luxiertem Ellbogengelenk anzunehmen.



Fig. 355. Rekonstruktion der rechten Scapula von Brachiosaurus Fraasi, Janensch, aus den Tendaguruschichten Ostafrikas. — Länge 153,5 cm. (Rekonstr. auf Grundlage einer von W. JANENSCH veröffentlichten Photographie des Originals im Museum f. Naturkunde in Berlin.)

Die physiologische Bedeutung dieser eigenartigen Spezialisierung der Arme steht offenbar in engster Verbindung mit der Lebensweise. Schon für Brontosaurus und Diplodocus mußten wir aus der Analyse der Skelettelemente und der verschiedenen Anpassungen derselben zu der Auffassung gelangen, daß diese riesigen Tiere im Wasser lebten und den größten Teil ihres Lebens stehend auf dem Grunde der Gewässer zubrachten, in denen sie von weichen saftigen Wasserpflanzen lebten. In große Tiefen konnte aber Brontosaurus kaum gehen; Diplodocus mit seinem langen, schlanken Halse war eher befähigt, sich auch in tieferen Stellen aufzuhalten. Betrachten wir aber den Rekonstruktionsversuch, den ich von Brachiosaurus entworfen habe (Fig. 353), so sehen wir, daß der Hals nicht nach vorne gestreckt getragen worden sein dürfte wie bei Brontosaurus und auch nicht die Haltung besaß, die für Diplodocus angenommen werden muß, sondern daß er, wahrscheinlich mit schwacher S-förmiger Biegung, derart getragen wurde, daß sein Gewicht auf

den auffallend hohen, elefantenartig gestellten Vorderbeinen ruhte. Diese Kombination der Armverlängerung mit der Aufrichtung des Halses hat es wohl dem riesigen Tiere möglich gemacht, sich in weit größere Tiefen der Sümpfe zu wagen als seine Verwandten; Brachiosaurus konnte auf dem Boden von 12 m tiefen Gewässern stehen, ohne hier von Raubdinosauriern angefallen werden zu können. Er konnte, in dieser Tiefe stehend, nicht nur die oberflächlich flottierenden Wasserpflanzen äsen, sondern auch die in tieferen Schichten lebenden Pflanzen ausraufen. Stellt also Brontosaurus einen Bewohner der seichteren, Diplodocus einen Bewohner der bereits tieferen Stellen der Gewässer aus dem Sumpfgebiete

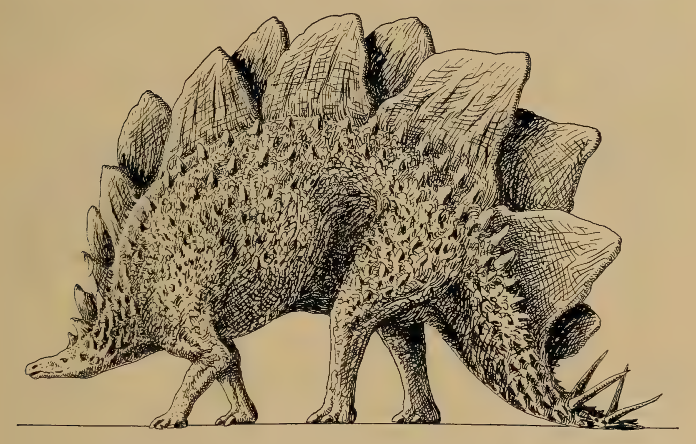


Fig. 356. Rekonstruktion von Stegosaurus ungulatus, Marsh, aus dem oberen Jura (Atlantosaurus Beds oder Como Beds) Nordamerikas. Größte Körperlänge 9 m. (Nach O. Abel, 1920.)

des „Atlantosaurusstromes" dar, so konnte sich Brachiosaurus in noch größere Tiefen wagen und bildet in dieser Hinsicht wohl das Endglied einer Anpassungsreihe, welche vielleicht die merkwürdigsten vierfüßigen Wasserbewohner umfaßt, die jemals gelebt haben. Aus der geringeren Höhe der Neurapophysen bei den Wirbeln der Brachiosauriden läßt sich schließen, daß die Rückenmuskeln schwächer als bei Diplodocus oder Brontosaurus entwickelt gewesen sind, was wohl mit der Verlegung des Körpergewichtes auf die Vorderbeine und der infolgedessen geringeren Inanspruchnahme der Muskulatur des Rückens und der Hinterbeine in Zusammenhang stehen dürfte.

In den tiefen Wasserstellen, welche diese großen Sauropoden bewohnten, waren sie vor den Angriffen der riesigen Raubdinosaurier, die mit ihnen zusammen das Gebiet des Atlantosaurusstromes bewohnten, so gut wie sicher. Die landbewohnenden Ornithischier dieses Gebietes, die den Angriffen der räuberischen Allosaurier und Ceratosaurier ausgesetzt waren, konnten sich den Angriffen dieser riesigen Räuber entweder nur durch rasche Flucht entziehen oder sie waren durch Panzerbildungen wenigstens vor den Überfällen durch kleinere Räuber geschützt, falls sie nicht noch in ihrem stachelbewehrten Schwanz eine erfolgreiche Verteidigungswaffe besaßen, wie dies bei Stegosaurus der Fall war.

Stegosaurus, der an verschiedenen Stellen im Bereiche der Aufschlüsse der Atlantosaurus Beds (9), aber auch im oberen Jura

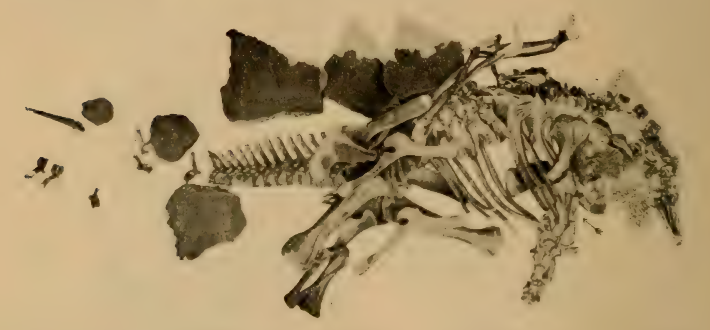


Fig. 357. Skelett von Stegosaurus stenops, Marsh, aus dem „Marsh Quarry“ (Fig. 339), gesammelt von M. P. Felch 1885—1886, in der Lage, in der es gefunden und ausgehoben wurde. Es wurde in dieser Stellung im National Museum zu Washington montiert. — Stark verkleinert. (Nach CH. W. GILMORE.)

Englands gefunden worden ist, war ein schwer gepanzerter Ornithischier, dessen Rücken durch gewaltige Knochenplatten vor den Angriffen der Raubdinosaurier geschützt war und der außerdem in den mit Hornscheiden überzogenen Knochenstacheln des Schwanzes eine sehr wirksame Verteidigungswaffe besaß (Fig. 356).

Obwohl die ersten Reste von Stegosaurus schon 1877 durch O. C. MARSH beschrieben, aber erst 1891 zu einem Rekonstruktionsbilde des Skelettes vereinigt worden waren, nachdem bereits das Material bedeutend angewachsen war und obwohl seither eine große Zahl weiterer Funde von Stegosauriern gemacht wurde, so ist es doch erst vor kurzem möglich geworden, durch einen sorgfältigen Vergleich der bisher bekannten Reste zu einer richtigeren Vorstellung von dem Aufbau des Skelettes, der Zahl und Anordnung der Panzerplatten sowie dem allgemeinen Habitus des merkwürdigen

Tieres zu gelangen. CH. W. GILMORE hat 1914 eine sehr eingehende Monographie über die Stegosaurier des United States National Museum in Washington veröffentlicht, die gleichzeitig die beste Übersicht über die bisherigen Stegosaurierfunde in den Atlantosaurus Beds sowie eine sorgfältig durchgearbeitete Kritik der bisherigen Anschauungen über den Körperbau von Stegosaurus enthält.

Ein Skelett, das im „Marshsteinbruch" (Quarry Nr. 1) im Garden Park bei Canyon City (Fremont County), Color., von M. P. FELCH 1885—1886 ausgegraben wurde, ist im Nationalmuseum zu Washington in genau derselben Lage aufgestellt, in der die Knochen im Gestein lagen (Fig. 357). Diese Art der Aufstellung, wie sie die 19 Iguanodonten „en gisement" des Museums in Brüssel zeigen, ist in wissenschaftlicher Hinsicht viel wertvoller als die für das große Publikum freilich eindrucksvollere Montage der Skelette, wie sie z. B. im Peabody Museum der Yale University in New Haven von R. S. LULL durchgeführt worden ist, da ja eine solche Rekonstruktion infolge der vielen ergänzten Partien der fehlenden Skeletteile und der durch mehr oder weniger persönliche Ansichten bedingten Irrtümer unter Umständen ein ganz unrichtiges Bild von dem Aussehen und dem Baue eines solchen Tieres liefert. Die Präparation und Schaustellung des Skelettes in derselben Stellung, in der es gefunden wurde, ist daher unter Umständen in wissenschaftlicher Hinsicht viel wertvoller als eine Skelettrekonstruktion, wie dies insbesondere für die Stegosaurierskelette gilt.

Bei der Betrachtung des in Fig. 357 nach CH. W. GILMORES Abbildung reproduzierten Skelettes aus dem Washingtoner Museum kann man die Geschichte der Fossilisation aus der Lagerung der Knochen wie aus einem Buche herauslesen.

Das Tier mußte nach seinem Tode von den Fluten eines langsam dahinfließenden Stromes erfaßt und stromabwärts getragen worden sein. Der Kadaver wurde im Zustande der Verwesung, wahrscheinlich auf dem Rücken treibend, da der Bauch durch die Verwesungsgase trommelförmig aufgebläht wurde und als „Schwimmer" wirkte, an eine alte Sandbank geschwemmt. Schon während des Treibens im Strome müssen die Weichteile in starke Zersetzung übergegangen sein; als der Kadaver strandete, kam er auf den Rücken zu liegen. Die großen Panzerplatten des Rückens und des Schwanzes, die zweifellos sehr fest verankert waren, blieben in natürlicher Lage zu den übrigen Skeletteilen. Die Zerstörung des Skelettes machte nach der Strandung weitere Fortschritte; der Kadaver scheint noch eine Zeitlang vom Wasser überspült worden zu sein, da eine Verschwemmung einzelner Skelettelemente, so z. B.

der letzten Schwanzwirbel, deutlich zu beobachten ist. Die Richtung der Strömung kann aus der Position der verschwemmten Skeletteile mit Sicherheit ermittelt werden; sie ist auf der Abbildung durch einen Pfeil gekennzeichnet. Hochwässer breiteten über das Skelett noch vor dem gänzlichen Zerfalle desselben und vor der Zerstörung der die Wirbel festhaltenden Sehnen eine Sandschichte und schützten es vor weiterer Zerstörung. Könnte noch ein Zweifel an der fluviatilen Natur der Atlantosaurus Beds bestehen, so würde er durch die Erscheinungen, welche dieses Skelett deutlich erkennen läßt, vollständig beseitigt werden.

Durch diesen Fund wie durch eine große Zahl früherer mehr oder weniger vollständiger Skelettfunde sind wir jetzt in den Stand

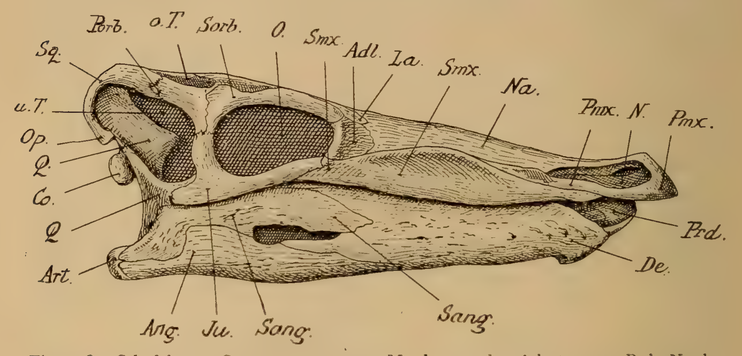


Fig. 358. Schädel von Stegosaurus stenops, Marsh, aus den Atlantosaurus Beds Nordamerikas; Nr. 4934 (Original von O. C. Marsh), in $^1/_8$ der natürlichen Größe. (Rekonstruktion von O. Abel, 1919, im wesentlichen kombiniert nach den Abbildungen von O. C. Marsh und F. von Huene.)

Adl. = Adlacrymale. *Ang.* = Angulare. *Art.* = Articulare. *Co.* = Condylus occipitalis. *De.* = Dentale. *Ju.* = Jugale. *La.* = Lacrymale. *N.* = Nasenöffnung. *Na.* = Nasale. *Op.* = Opisthoticum. *O.* = Orbita. *o. T.* = obere Temporalgrube. *Pmx.* = Praemaxillare. *Porb.* = Postorbitale. *Prd.* = Praedentale. *Q.* = Quadratum. *Sang.* = Supraangulare. *Smx.* = Supramaxillare. *Sorb.* = Supraorbitale. *Sq.* = Squamosum. *u. T.* = untere Temporalgrube.

gesetzt, uns über den Skelettbau und das Aussehen dieses eigentümlichen Ornithischiers eine klare Vorstellung zu bilden.

Der Schädel (Fig. 358) war verhältnismäßig sehr klein und die Hirnhöhle im Vergleiche zu der Körpergröße kleiner als bei irgend einem anderen bisher bekannten Landwirbeltiere. Die Bezahnung bestand oben und unten jederseits aus je 23 gleichzeitig funktionierenden Zähnen; es standen also zusammen 92 Zähne in gleichzeitigem Gebrauch. Die zarten, kleinen Zähne, die nur zur Aufnahme weicher Pflanzenkost geeignet gewesen sind, vielleicht auch andeuten, daß das Tier im Begriffe war, zur Insektennahrung überzugehen, wie

die Xenarthra, wurden nach ihrer Abnützung durch neue Zahngenerationen ersetzt.

In der Wirbelsäule sind die vorderen Schwanzwirbel weitaus die größten unter allen Wirbeln; dies hängt damit zusammen, daß in dieser Region die größten Panzerplatten standen, die von den Neurapophysen der Wirbel getragen wurden. Der Halsabschnitt umfaßt 10, der Thorax 17, das Sakrum 3 und der Schwanz 45—47 Wirbel; der Schwanz war keineswegs so kurz, wie R. S. LULL annahm, sondern ist viel länger gewesen, wie schon O. C. MARSH in der ersten Rekonstruktion von Stegosaurus im Jahre 1891 zur Darstellung gebracht hatte.

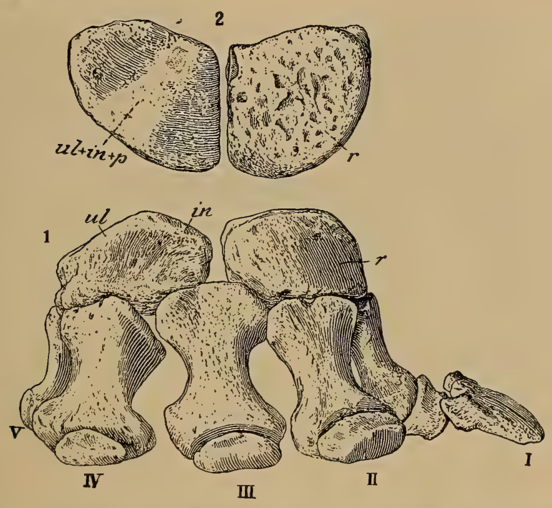


Fig. 359. Rechte Hand von Stegosaurus sulcatus, Marsh, aus den Atlantosaurusschichten (oberer Jura) von Como (Albany County, Wyoming). *1* von vorne gesehen, *2* Dorsalansicht der beiden Carpalia. $^1/_4$ der natürlichen Größe. (Nach CH. W. GILMORE.) *ul* = Ulnare. *in* = Intermedium. *ul* + *in* + *p* = Ulnare + Intermedium + Pisiforme. *r* = Radiale. *I*—*V* = erster bis fünfter Finger. Die Endphalangen des *II.*—*V.* Fingers sind bei dem abgebildeten Exemplar nicht erhalten. Zu beachten ist die allgemeine große Ähnlichkeit mit der Elefantenhand.

Der Neuralkanal ist im Bereiche der Sakralregion außerordentlich erweitert und übertrifft hier den Durchmesser der Gehirnhöhle um ein Vielfaches. Von einem „Sakralgehirn" zu reden, wie dies namentlich in populären Schilderungen vielfach geschehen ist, liegt keine Berechtigung vor. Daß dieser Teil des Neuralkanals besonders weit war und daß hier eine Anschwellung des Rückenmarkes bestand, die etwa die 20fache Masse des Gehirns ausmachte, beweist nichts anderes, als daß die Innervierung der Hinterbeine besonders

stark gewesen ist. Eine schwächere Auftreibung des Rückenmarkkanales ist auch in der Region der vorderen Brustwirbel festzustellen; dieses „brachial enlargement“ des Rückenmarkkanales entspricht einer stärkeren Innervierung der Vorderextremität. Nach O. C. MARSH ist die sakrale Auftreibung des Rückenmarkkanales bei jugendlichen Exemplaren von Stegosaurus weit stärker als bei erwachsenen ausgeprägt, was einem bekannten Gesetz des Gehirnwachstums entspricht.

Die Vorderbeine sind viel kürzer als die Hinterbeine, aber die Knochen, namentlich der Humerus, sind ungewöhnlich kräftig gebaut. Die Ulna besitzt ein Olecranon, eine für Reptilien ungewöhnliche Bildung. Die Hand war fünffingerig, kurz, und zeigt in mancher Hinsicht eine Übereinstimmung mit der Form der Elefantenhand; die Phalangen sind sehr kurz und sind zum Teile rudimentär gewesen, so am vierten und dritten Finger. Der Daumen war bekrallt (Fig. 359).



Fig. 360. Rechter Hinterfuß von Stegosaurus sulcatus (vgl. Fig. 359), Original im National Museum zu Washington. Gleiche Verkleinerung wie Fig. 359. (Nach CH. W. GILMORE.)

s = Sesambein (?). — *t* = Höcker am Metatarsale *II*. — *I.*, *II.*, *III.* = erste bis dritte Zehe.

Die Hinterbeine sind lang und schlank, das Femur sehr lang; der für die Iguanodonten und andere bipede Ornithischier bezeichnende Trochanter quartus ist rudimentär geworden. Der Fuß war funktionell dreizehig; nach CH. W. GILMORE fehlt die 5. Zehe gänzlich, von der 4. Zehe ist ein rudimentäres Metatarsale erhalten geblieben, so daß die drei funktionellen Zehen der ersten, zweiten und dritten entsprechen würden, nicht der zweiten, dritten und vierten wie bei Iguanodon und den meisten Vögeln (Fig. 360).

Der Hautpanzer bestand nicht, wie O. C. MARSH angenommen hatte, aus einer einzigen, in der Mittellinie stehenden Plattenreihe, sondern aus zwei nebeneinander liegenden Längsreihen gewaltiger Knochenplatten. GILMORE hat nachgewiesen, daß sie nicht symmetrisch angeordnet waren, sondern alternierten. Der Schwanz trug nicht, wie man früher angenommen hatte, vier oder mehr Paare von spitzen Stacheln, sondern nur zwei Stachelpaare.

Es kann heute keinem Zweifel mehr unterliegen, daß die Stegosauriden ebenso wie die durch Polacanthus vertretene Gruppe der

Ornithischier von bipeden Vorfahren abstammen und daß ihre Quadrupedie sekundär ist, wie wir schon früher bei Besprechung des Beckenbaues erörtert haben (S. 357). Der schwere Panzer hat den Vorderteil des Körpers buchstäblich zu Boden gedrückt.

Stegosaurus ist kaum ein Wasserbewohner gewesen, sondern hat sich wohl ausschließlich in den Zykadeen- und Koniferenwäldern aufgehalten. Neben ihm lebte der nordamerikanische Vertreter der Iguanodontiden, Camptosaurus, der sich in den allgemeinen Zügen des Skelettbaues zwar als ein Verwandter von Iguanodon des europäischen Wealden erweist, aber in verschiedenen Punkten, wie im Baue der Hand, in Einzelheiten des Schädels usw. sowie durch den



Fig. 361. Rekonstruiertes Skelett von Camptosaurus nanus, Marsh, aus den Morrison Beds bei Como, Wyoming. Original im American Museum of Natural History, New York. — Körperlänge etwa 2 m. — (Nach W. D. MATTHEW.)

im allgemeinen viel schlankeren Bau abweicht. Camptosaurus, über den wir eine treffliche Monographie von CH. W. GILMORE aus dem Jahre 1909 besitzen, ist jedenfalls ein terrestrischer Ornithischier gewesen, der sich den Angriffen der Raubdinosaurier meist durch rasche Flucht entzogen haben dürfte; die Gliedmaßen haben ihm wohl ebenso zum Schreiten wie gelegentlich zu raschem Laufe gedient. Die seinerzeit von O. C. MARSH entworfene und in die meisten Lehrbücher und populären Schriften übergegangene Rekonstruktion von Camptosaurus ist nach CH. W. GILMORE dahin abzuändern, daß der Wirbelsäulenabschnitt zwischen Schädel und Sakrum in der Tat viel kürzer ist als MARSH angenommen hatte. Ferner sind die Arme in der ersten Rekonstruktion zu kurz geraten; sie

waren, wie die Untersuchungen GILMOREs gezeigt haben, bedeutend länger. Daraus hat GILMORE den Schluß abgeleitet, daß Camptosaurus zuweilen auch auf seine Arme sich stützte, was bei Iguanodon kaum mehr der Fall gewesen ist. Ein wesentlicher Unterschied gegenüber Iguanodon liegt in der stärkeren Krümmung des Femurs von Camptosaurus. Jedenfalls muß dieses Tier ein sehr behender Schreiter und Läufer gewesen sein (Fig. 361).

Unter den Feinden der bisher besprochenen herbivoren Dinosaurier und Ornithischier an den Ufern und in den Sümpfen des Atlantosaurusstromes waren die beiden gewaltigen Raubdinosaurier Ceratosaurus (Fig. 362) und Antrodemus (Fig. 363) wohl die furcht-

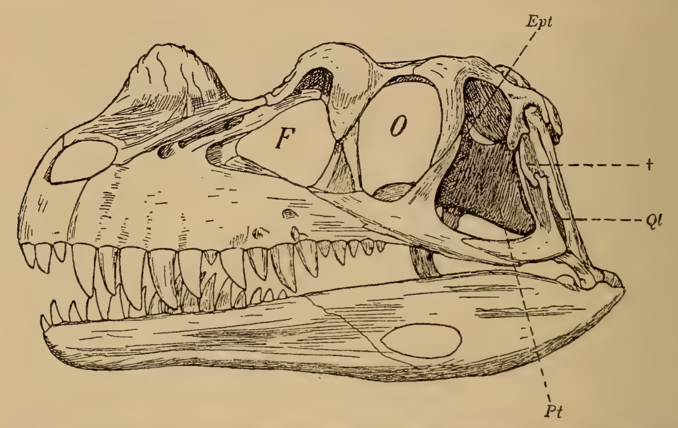


Fig. 362. Schädel von Ceratosaurus nasicornis aus den Atlantosaurus Beds Nordamerikas (Colorado). Der Schädel trug einen medianen Kamm auf den Nasenbeinen und ein Hornpaar vor den Augen. (Nach O. C. MARSH, aus J. VERSLUYS.)
Ept = Epipterygoid. *F* = Fenestra praeorbitalis. *O* = Orbita. *Pt* = Pterygoid. *Qt* = Foramen quadrati. *t* = Fortsatz des Quadratums.

barsten (10). Der Gesamteindruck dieser beiden bipeden Raubdinosaurier ist wahrscheinlich ungefähr derselbe gewesen; sie dürften sich auch von Megalosaurus vielleicht nur durch die schwächere Ausbildung oder vielleicht das gänzliche Fehlen des für den europäischen Megalosaurus und den afrikanischen Spinosaurus bezeichnenden Rückenkammes in ihrem Gesamtbilde unterschieden haben. Der Schädel trug auch bei den nordamerikanischen Raubdinosauriern Knochenkämme, die im Leben wahrscheinlich mit Hornscheiden überzogen gewesen sind.

Neben diesen riesigen Formen, die bis 10 m Körperlänge erreichten, lebte auch ein kleiner, zart gebauter und schnellfüßiger Raubdinosaurier, Ornitholestes (11). Seine hinteren Gliedmaßen sind

ähnlich wie bei dem kleinen Raubdinosaurier Compsognathus aus den lithographischen Schiefern Bayerns zu Lauf- und Springfüßen ausgebildet gewesen. Ornitholestes ist im „Beinhüttenbruch" in Wyoming entdeckt worden (Fig. 364).

Neben den riesenhaften Reptilien dieses Gebietes erscheinen die Säugetiere (Fig. 365—377), die man in dürftigen Resten in den Atlantosaurus Beds gefunden hat, als winzige Zwerge. Sie verteilen sich auf eine verhältnismäßig große Zahl verschiedener Gattungen und Arten: unter ihnen sind zu nennen die Gattungen (12):

Priacodon (Fig. 374) = Triconodon (?),
Tinodon (Fig. 368),
Menacodon (Fig. 370),
Phascolestes (Fig. 375),
Laodon (Fig. 371),
Stylodon (Fig. 369) = Stylacodon (?),
Asthenodon (Fig. 373),
Paurodon (Fig. 366),
Dicrocynodon (Fig. 377) = Diplocynodon (präocc.),
Docodon (Fig. 372),
Enneodon (Fig. 376).



Fig. 363. Hinterextremitäten von Antrodemus valens, Leidy (= Allosaurus fragilis, Marsh), zu einem fast vollständigen Skelette gehörig, das von M. P. Felch (1883—1884) im „Quarry Nr. 1" bei Canon City in Fremont County, Colorado, ausgegraben wurde. (Nr. 4734 des U. S. National Museum in Washington).
(Nach CH. W. GILMORE, 1920.)

Die abgebildeten Kieferfragmente zeigen, daß es Tiere von sehr verschiedener Organisation, aber von ungefähr derselben Lebensweise gewesen sein dürften; wahrscheinlich sind es Insektenjäger gewesen. Ihre systematische Stellung ist noch vielfach umstritten; einige dieser Formen werden zu den Raubbeutlern (Polyprotodontiern) gestellt, andere als „Insectivora primitiva" bezeichnet. Dazu kommen noch die herbivoren Typen Allodon (Fig. 367) und Ctenacodon (Fig. 365).

Bildet diese Übersicht der zeitgenössischen Säugetiere der Dinosaurierfauna der Atlantosaurusschichten auch zweifellos nur einen kleinen Ausschnitt aus der Säugetierfauna der damaligen Zeit, so darf man doch wohl aus dem Vorkommen von durchwegs winzigen Typen den Schluß ziehen, daß zu dieser Zeit, wenigstens

in den von Dinosauriern bewohnten Gebieten, keine größeren Säugetiere lebten, da wir doch sonst den einen oder anderen Rest eines solchen hätten finden müssen. Das Aufblühen der Säugetiere fällt aber aller Wahrscheinlichkeit nach erst in eine spätere Zeit.

Versuchen wir es, uns ein Lebensbild aus dem Gebiete der Sümpfe und Uferwälder des Atlantosaurusstromes zu rekonstruieren, so befinden wir uns nur hinsichtlich der Frage nach dem Charakter der Vegetation und der Florenelemente dieses Gebietes auf schwankendem Boden. Wohl kennen wir von vereinzelten Stellen aus Schichten, die unmittelbar über den Atlantosaurus Beds liegen, Reste von Pflanzen; solche Fundstellen befinden sich bei den Hot Springs in Süd-Dakota und im Gebiete des Hay Creek; in einzelnen Kohlenschmitzen sind Koniferennadeln häufig anzutreffen. Südwestlich von Minnekahta in Süd-Dakota und bei Blackhawk sind Cycadeenreste



Fig. 364. Rekonstruktion des Skelettes von Ornitholestes Hermanni, ein kleiner Raubdinosaurier aus den Morrison Beds des „Bone Cabin Quarry" in Wyoming. Original im American Museum of Natural History in New York. (Nach H. F. OSBORN.)

(Fig. 378) entdeckt worden und ebensolche Funde sind auch bei Aladdin in Wyoming gemacht worden. Wir werden vielleicht annehmen dürfen, daß dieselben oder doch zum mindesten sehr ähnliche Elemente, wie sie in der Potomac-Flora im Osten Nordamerikas gefunden worden sind, auch in der Flora des Atlantosaurusstromgebietes vorhanden waren. In den kohlenführenden Potomacschichten am Ostabhange der Appalachen treten einzelne Gattungen auf, die noch heute das tropische Amerika bewohnen, wie der Heuschreckenbaum (Hymenaea), ein dem lebenden Sapindus sehr nahestehender, wenn nicht mit ihm identischer Seifenbaum (Sapindopsis) und die Gattung Sassafras.

In den Sümpfen sonnten sich Krokodile (Fig. 379); ein naher Verwandter der Wealdengattung Goniopholis, der als Amphicotylus Lucasi beschrieben wurde, hat wohl in den Knochenhechten, von

denen eine einzelne Schuppe in den Schichten von Piedmont den Nachweis ihrer Anwesenheit geliefert hat, wie in den anderen Fischen

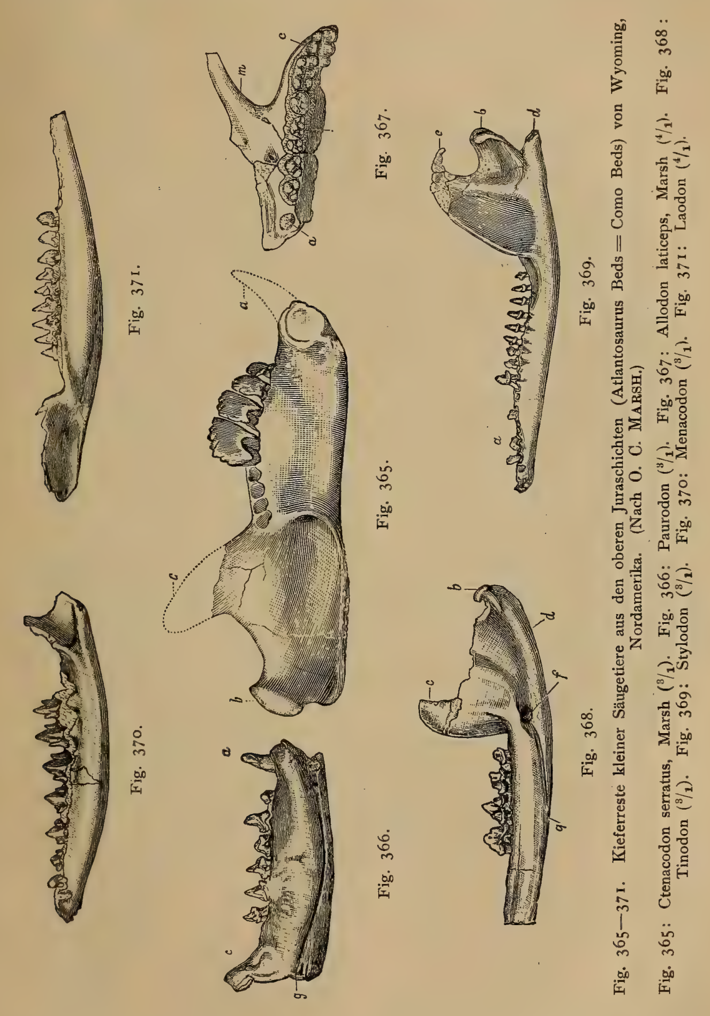


Fig. 365—371. Kieferreste kleiner Säugetiere aus den oberen Juraschichten (Atlantosaurus Beds = Como Beds) von Wyoming, Nordamerika. (Nach O. C. Marsh.)

Fig. 365: Ctenacodon serratus, Marsh ($^3/_1$). Fig. 366: Paurodon ($^3/_1$). Fig. 367: Allodon laticeps, Marsh ($^4/_1$). Fig. 368: Tinodon ($^3/_1$). Fig. 369: Stylodon ($^3/_1$). Fig. 370: Menacodon ($^3/_1$). Fig. 371: Laodon ($^4/_1$).

seine Nahrung gesucht und gefunden. Weitere Krokodilreste aus den Atlantosaurus Beds sind unter den Namen Diplosaurus felix, Goniopholis Gilmorei und Coelosuchus Reedi beschrieben worden. Funde

von Schildkröten bereichern das Lebensbild der Sümpfe um ein weiteres Element.

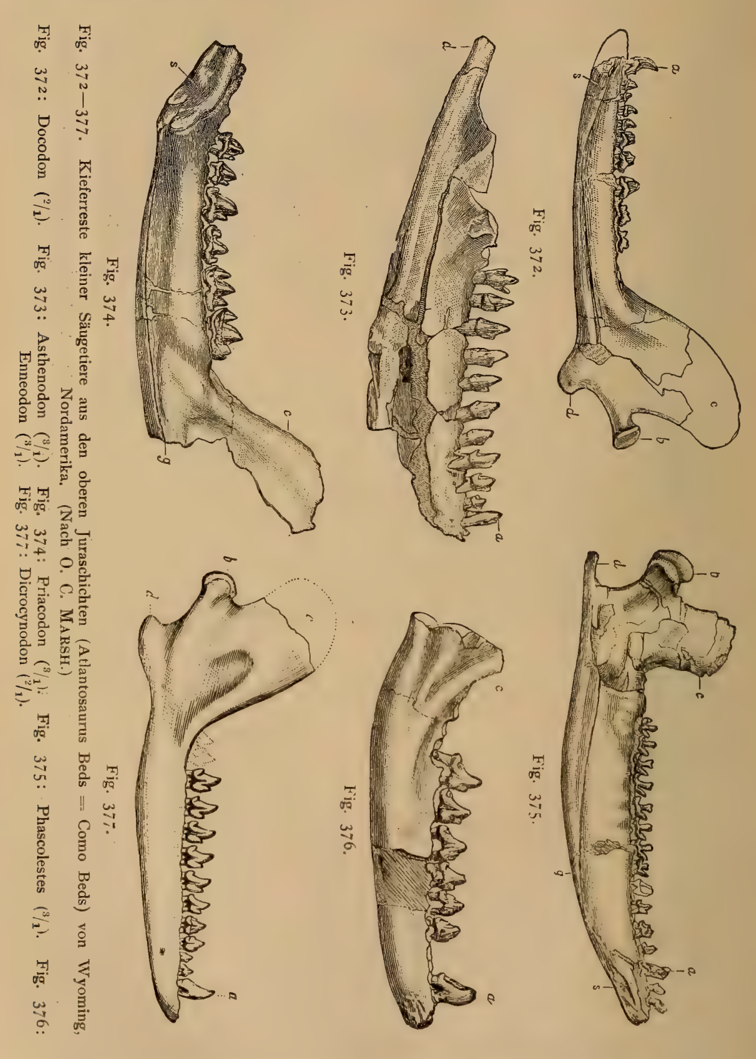


Fig. 372—377. Kieferreste kleiner Säugetiere aus den oberen Juraschichten (Atlantosaurus Beds = Como Beds) von Wyoming, Nordamerika. (Nach O. C. MARSH.)
Fig. 372: Docodon ($^2/_1$). Fig. 373: Asthenodon ($^3/_1$). Fig. 374: Priacodon ($^3/_1$). Fig. 375: Phascolestes ($^3/_1$). Fig. 376: Enneodon ($^3/_1$). Fig. 377: Dicrocynodon ($^2/_1$).

Wir werden uns ein weites Flachland vorzustellen haben, durch das ein mächtiger Strom, etwa wie der heutige Amazonas, seine

trüben Fluten langsam dahinwälzte, unterbrochen von vielen Sandbänken, Schilfdickichten und Inseln, so wie wir sie noch heute im Gebiete des oberen Nils finden. Wenn wir davon absehen, daß der Vegetationscharakter insoferne ein anderer gewesen sein muß, als andere Florenelemente die Sumpfbestände und Uferwälder zusammen-



Fig. 378. Verkieselter Strunk einer Sagopalme (Cycadeoides Tysoniana, Ward), aus der neokomen Potomacformation von Maryland, Nordamerika. Die Dicke des Strunkes beträgt ungefähr 40 cm. (Nach L. F. WARD.)

setzten, so werden wir aus diesem Vergleiche doch eine greifbarere Vorstellung von dem Landschaftscharakter jener Gebiete erhalten, in denen die riesigen Dinosaurier lebten. Wenn wir wieder einmal die Frage aufwerfen, auf die schon so oft vergeblich eine Antwort gesucht wurde, warum diese großen Dinosaurier, die in der Tiefe

der Sümpfe und Seen vor Feinden geschützt waren, erloschen sein mögen, so liegt vielleicht die Erklärung hierfür darin, daß ein Wechsel des Klimas, das die Trockenlegung der großen Ströme verursachte, oder ein Vordringen des Meeres, das in der oberen Kreide in das Gebiet des Atlantosaurusstromes eindrang, zur vollständigen Vernichtung dieser Riesen führen mußte, da sie infolge ihrer einseitigen hochgradigen Spezialisation unfähig waren, sich etwa dem Leben im Meere anzupassen und ebenso unfähig waren, die Sümpfe zu verlassen und zur terrestrischen Lebensweise zurückzukehren. Es scheint mir, daß wir bei der Frage nach den Ursachen des Aussterbens unter den vielen verschiedenen Faktoren die klimatischen Umwälzungen in die erste Linie zu stellen haben und daß die anderen Kräfte, welche die Ausrottung der Lebewesen herbeigeführt haben, dabei nur eine verhältnismäßig untergeordnete Rolle spielen.



Fig. 379. Oberansicht des Schädels von Goniopholis Gilmorei, Holland, einem Krokodilier aus der Familie der Pholidosauridae, aus den Atlantosaurus Beds (Como Beds), Oberjura, der Freeze Out Mountains in Wyoming, in $^1/_5$ der natürlichen Größe. (Nach W. J. HOLLAND.)

Ein vollkommenes Gegenstück zu den Atlantosaurus Beds Nordamerikas bilden die Tendaguruschichten in Deutsch-Ostafrika.

Die Entdeckung der ersten Dinosaurierreste dieses Gebietes gelang Herrn W. B. SATTLER im Jahre 1907. Der Stuttgarter Paläontologe E. FRAAS (13), dem unsere Wissenschaft eine reiche Fülle wertvoller Mitteilungen über fossile Reptilien dankt, hat an Ort und Stelle die ersten größeren Aufsammlungen geleitet (Fig. 380) und die erste Beschreibung der Sauropoden der Tendaguruschichten veröffentlicht. Später ist von Berlin aus eine großzügige Expedition ausgesandt worden, die eine unschätzbare Fülle von Dinosaurierresten gesammelt hat (Fig. 381, 382), von der erst ein kleiner Teil präpariert und von W. JANENSCH und E. HENNIG beschrieben worden ist (14).

Die Tendaguruschichten wurden zuerst als Ablagerungen betrachtet, die der oberen Kreide angehören; später hat sich durch die Untersuchungen von HENNIG, DIETRICH, LANGE und ZWIERZYCKI

erwiesen, daß sie von gleichem Alter wie die Atlantosaurus Beds sind, also vom oberen Jura bis in die untere Kreide reichen und somit in ihrem oberen Teile auch zeitliche Äquivalente der Wealdenbildungen Europas darstellen.

Unter den bisher beschriebenen Resten beanspruchen die Skelette des schon aus den Atlantosaurusschichten bekannt gewesenen Brachiosaurus das größte Interesse; von Wichtigkeit sind ferner die von E. FRAAS Gigantosaurus robustus genannten Reste, die neue Gattung Dicraeosaurus mit eigentümlich gestalteten Wirbeldornen, ein kleiner Ornithischier aus der Verwandtschaft von Hyp-



Fig. 380. Prof. E. FRAAS bei der Ausgrabung eines großen Sauropodenskelettes („Gigantosaurus“ africanus, Fraas) am Tendaguru in Ostafrika. (Nach E. FRAAS.)

silophodon und ein Stegosaurier, dessen Hautpanzer aus kräftigen Stacheln zu bestehen scheint, neben denen die Panzerplatten fast ganz zurücktreten. Von Fischen sind Zähne der Haifischgattung Orthacodus, eine Lepidotusart (L. minor) und außerdem vereinzelte Krokodilzähne gefunden worden.

E. FRAAS hatte die Tendaguruschichten für das Schwemmlandgebiet eines großen Stromes gehalten, der sich im Bereiche der Dinosaurier führenden Ablagerungen zu weiten Lagunen und Sümpfen an der Meeresküste ausbreitete, die später lokal von Dünensand überschüttet wurden. W. JANENSCH sieht dagegen die Tendaguruschichten für im westlichen marine Ablagerungen an,

die sich in Meeresräumen bildeten, welche gegen die offene See zu abgeschlossen waren, also in Meereslagunen.

Die Ausbreitung der Schlammassen ist nach JANENSCH durch die Gezeiten und vielleicht auch durch Strandversetzung erfolgt. Sturmfluten oder Erdbebenwellen, überhaupt stärkere Wasserbewegungen, hätten die Skelette der Saurier zerrissen und die Knochen verstreut; nach JANENSCH wäre es nicht ausgeschlossen, daß eine einzige derartige Erdbebenwelle die Schlammassen samt den in ihr eingeschlossenen Skelettresten aufzuwühlen und umzulagern vermochte. Aus der Erscheinung, daß an einzelnen Stellen fast ausschließlich Gliedmaßenknochen, Beckenknochen und Schulter-



Fig. 381. Skelett eines großen Sauropoden, bloßgelegt von der Berliner Expedition (1909—1911) in den Tendaguruschichten des Lindigebietes in Ostafrika. (Nach W. JANENSCH.)

blätter, aber fast keine Wirbel auftreten, schließt JANENSCH, daß hier eine länger andauernde Wasserbewegung eine „Auslese nach der Widerstandsfähigkeit“ der Knochen vorgenommen zu haben scheint, zumal die Beinknochen an ihren Enden Spuren von Abreibung erkennen lassen. Diese Fundstellen schließen ein Gestein auf, das sandsteinartig ausgebildet ist und keinen Ton enthält. Der Mangel an Ton in den mit den Sauriermergeln wechsellagernden Sandsteinkomplexen soll durch sekundäre Ausschlämmung bewirkt worden sein; der feine, tonhältige Sand ist nach dieser Theorie aus den in das Meer geschwemmten Sedimentmassen geschlämmt und auf diese Weise tonfrei geworden.

Aus verschiedenen Anzeichen glaubt JANENSCH auf einen katastrophalen Untergang der Saurier in den Tendaguruschichten schließen zu können. An einer einzigen Stelle fanden sich Reste eines sonst nirgends angetroffenen kleinen Raubdinosauriers in dichten Mengen gehäuft, so daß hier eine ganze Herde gleichzeitig umgekommen zu sein scheint. Gewisse lagerförmige Knochenhaufen, die vorwiegend aus Gliedmaßenknochen bestehen, sollen einen sicheren Beweis dafür bilden, „daß eine größere Anzahl von Tieren auf engbegrenztem Raume umgekommen und eingebettet" worden ist. Auf geringem Raume wurde in den Gräben IX und XVI 18—20 Schenkelknochen ausgegraben.



Fig. 382. Schulterblatt eines großen sauropoden Dinosauriers aus den Tendaguruschichten des Lindigebietes in Ostafrika. (Nach W. JANENSCH.)

Nach dieser Auffassung, wie sie JANENSCH vertritt, würde der Fundort mit dem Todesort der Saurier zusammenfallen und die Todesart eine katastrophale gewesen sein. Der Autor nimmt an, „daß die Tiere auf dem sehr flachen Meeresboden so weit hinausgingen, daß sie beim Atemholen mit hocherhobenen Kopf noch gerade über die Wasserfläche reichten und daß sie das dann bei zurückkehrender Flut nicht mehr vermochten und ertrinken mußten" (Archiv für Biontologie, III. Bd., 3. Heft, 1914, S. 249). Diese Möglichkeit wird insbesondere für die schwergepanzerten Stegosaurier angenommen, da „sie vielleicht überhaupt nicht zu schwimmen vermochten." Bezüglich der übrigen Ornithischier und Theropoden wird diese Frage

offen gelassen; für die Sauropoden wird eine Schwimmfähigkeit angenommen, so daß für diese die Gefahr des Ertrinkungstodes nicht bestand. Für die Todesart der großen Sauropoden sieht JANENSCH das Vorkommen von steil im Schlamme steckenden Gliedmaßen für beweisend an. Die Tiere sollen im Schlamme versunken, ertrunken, verwest und ihre Knochen später durch die Bewegungen der Meeresfluten verschwemmt geworden sein. Die Steilstellung vereinzelter großer Knochen soll eine Folge der auf dem Boden der Lagune vorhanden gewesenen steilen Böschungen sein, an die sich diese Knochen anlehnten.

Über die Ursache der von JANENSCH angenommenen Einwanderung der Saurier in die Lagunen hat sich der genannte Forscher dahin ausgesprochen, daß diese Einwanderung in Zeiten großer Dürre erfolgt sein dürfte (l. c. S. 253). Das Zerspringen des Sauriermergels in polyedrische Stücke, die grusartige Haufen bilden (l. c. S. 254), soll dafür sprechen, daß das Gestein zur Zeit der Einwanderung der Saurier in die schlammerfüllten Lagunen sehr weich war, so daß die Tiere leicht einsinken konnten.

Ich will die Ausführungen von W. JANENSCH über die Entstehung der Saurierlagerstätten nicht weiter in ihren Einzelheiten verfolgen. Sie erscheinen mir verfehlt, da die von W. JANENSCH in dankenswerter Weise mitgeteilten Beobachtungen über die Art des Vorkommens der Saurier in den Tendaguruschichten klar und eindeutig für das Abspielen ganz anderer Prozesse sprechen, als sie JANENSCH aus diesen Dokumenten herausgelesen hat.

Das Ablagerungsgebiet der Tendaguruschichten (Fig. 383) entspricht zweifellos einem großen Mündungsgebiet, dem Delta eines mächtigen Stromes, der seine Schlammassen in das Meer vorschob und wiederholt vom vordringenden Meere überflutet wurde. Die große räumliche Ausdehnung der Saurierschichten kann nicht als ein Einwand gegen die Auffassung als Delta geltend gemacht werden; das heutige Nildelta ist 170 km lang und 270 km breit und nimmt einen Flächenraum von etwa 22 194 qkm ein.

Daß die Ablagerung der Saurierknochen zum großen Teile schon im Bereiche des Meeres stattfand, wird durch die Vergesellschaftung solcher Knochen mit Resten mariner Tiere, z. B. Belemniten, und durch den Fund eines mit Austern besetzten Knochens bewiesen. Auch Treibhölzer mit Gängen von bohrenden Meeresmuscheln sind in den Saurierschichten entdeckt worden. Daß somit dieses Ablagerungsgebiet dem in seichten Lagunen endenden Mündungsgebiet eines großen Stromes angehört, kann kaum zweifelhaft erscheinen.

Daß aber die Saurier lebend in diese Lagunen einwanderten und zu diesem ihren sonstigen Lebensgewohnheiten kaum entsprechendem Entschlusse durch große Dürre des Hinterlandes genötigt worden sein sollten, ist eine Annahme, für die jeder zwingende Beweis fehlt.

Vor allen Dingen liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß der Todesort der Saurier mit ihrem primären Begräbnisort zusammenfällt und daß später, nach eingetretener Verwesung und Mazerierung des Skelettes, durch Meereswellen eine Verstreuung und Sichtung der Knochen nach ihrem Gewichte bewirkt wurde.



Fig. 383. Die Fundstellen der Reptilienknochen am Tendaguru. (Nach W. Janensch.)

Ebenso, wie im Atlantosaurusstrome Nordamerikas die Leichen der Saurier langsam stromab trieben, die an den Ufern oder im Strome selbst oder in den Sümpfen des Stromgebietes verendet waren, sind wohl auch im Gebiete des „Tendagurustromes", wie ich ihn nennen will, die meisten Kadaver in verwesendem Zustande stromab geschwemmt worden und in den Küstenlagunen zu Boden gesunken.

Der in polyedrische Stücke zerspringende Sauriermergel ist ein Schlamm fluviatiler Herkunft, wie die Gesteine der Tendaguruschichten überhaupt. Auch der Nilschlamm hat die Eigentümlichkeit, beim Trocknen in der Sonne in derselben Weise zu zerspringen und das ist überhaupt keine vereinzelte Erscheinung.

Aus der steilen Stellung einzelner Gliedmaßen darf keinesfalls der Schluß gezogen werden, daß dies als ein zwingender Beweis für das Steckenbleiben und Versinken der Saurier in dem weichen Schlamm angesehen werden müsse. Derartige Stellungen sind die Folge des Niedersinkens der Gliedmaßen, die sich vom stark verwesten, noch auf dem Wasser treibenden Kadaver lösen und in die Tiefe sinken, wo sie ganz ebenso in steiler Stellung stecken bleiben können, wie man dies bei untergesunkenen Baumstämmen in Seen beobachten kann, die keineswegs immer der Länge nach dem Boden aufliegen, sondern sehr häufig steil im Seeschlamme stecken, wenn der Seeboden tiefgründig und weich genug war, um dem untersinkenden Stamme eine genügend feste Verankerung zu gestatten.

Die Kadaver sind von den Fluten eines langsam dahinziehenden Stromes in größerem oder geringerem Grade der Verwesung in die Lagunen geschwemmt worden. Solange der von Verwesungsgasen trommelförmig aufgetriebene Bauch das ganze Tier schwimmend trägt, kann es weit von seinem Todesorte verschleppt werden. Schreitet die Verwesung vorwärts, so löst sich zuerst der Unterkiefer, dann der Schädel, dann die schweren Gliedmaßen vom Rumpfe, aber dieser treibt solange weiter, bis durch das Platzen der Bauchhaut Wasser in die Leibeshöhle eindringt, worauf der Kadaver zu Boden sinkt und in den meisten Fällen liegen bleibt.

Es kann sich jedoch auch der Fall ereignen, daß der verwesende Kadaver an einer Sandbank festgerammt wird und daß die Verwesung nun unter Wasser weitere Fortschritte macht. Ist die Strömung schwach, so werden bei fortscheitendem Zerfalle des Skelettes die einzelnen Elemente desselben in unmittelbarer Nähe, freilich mehr oder weniger disloziert, liegen bleiben; bei starker Strömung werden einzelne sich vom Kadaver ablösende Teile, wie Gliedmaßenknochen, der Schädel, Hals, die Schulterblätter, der Schwanz u. s. f. von der Strömung weiter fortgetragen und nach ihrem Gewichte sortiert werden.

Unter den Erscheinungen, welche bei der Lagerung der Dinosaurier im Tendagurugebiete auf die Art der Einbettung der Knochen in das Gestein schließen lassen, ist keine, die der Annahme eines solchen normalen Vorganges widersprechen würde. Dagegen sind einzelne von JANENSCH mitgeteilte Beobachtungen geeignet, diese Vorstellungen von dem Verlaufe des Fossilisationsprozesses der Tendagurusaurier zu ergänzen und zu erweitern.

Manche Gliedmaßenknochen aus den Tendaguruschichten zeigen deutliche Spuren von Abreibung an ihren Enden. Dies ist in jenen Schichten der Fall, in denen das Gestein aus tonfreien Sanden besteht, die zu einem Sandstein erhärtet sind. In den Mergeln

tritt die ausgesprochene „Übergußschichtung“ sehr deutlich in Erscheinung, die ein östliches bis nordöstliches Einfallen der Schichten erkennen läßt. (JANENSCH, l. c., p. 232 und 246.) Damit steht meiner Meinung nach unverkennbar die Orientierung der großen Gliedmaßen in Zusammenhang, die stellenweise parallel zueinander in etwa nordwestlich-südöstlicher Richtung angeordnet lagen (l. c., p. 256). Auch ein großes, in einer schwach nach Ost bis Nordost einfallenden Mergelschichte aufgeschlossenes Knochenlager zeigte eine deutliche Längsausdehnung in der West-Ost-Richtung (l. c., p. 256). Vielfach lagen auch anderwärts die größeren Gliedmaßenknochen wie Femur, Tibia und Fibula, in nordwest-südöstlicher Richtung im Gestein. Das scheint mir auf das klarste zu beweisen, das ein großer, von Westen her kommender Strom seine Sedimente gegen sein im Osten liegendes Mündungsgebiet vorschob, da die Lagerungsverhältnisse der Knochen mit der Richtung des Schichtfallens vollkommen im Einklange stehen.

Die Abreibung der Knochen in den tonfreien Sanden scheint mir gleichfalls auf ganz einfache Weise erklärbar zu sein. Wir können an Knochen, die frei im Dünensande oder in der Sandwüste liegen, beobachten, wie stark die Gebläsewirkung des vom Winde verwehten Sandes die Oberfläche der Knochen angreift. Alle Kanten und Vorsprünge werden durch den sandbeladenen Wind abgeschliffen und abgerundet. Es ist sehr wahrscheinlich, daß nach Perioden, in denen der Strom Massen von Schlamm in die Lagunen schwemmte, da und dort, wie dies in Deltagebieten Regel ist, eine Verlandung des Gebietes erfolgte und daß sich Dünen über die seichten Lagunen ausbreiteten. Dies würde auch die tonfreie Beschaffenheit des Sandes der „Zwischenschichten“ der Sauriermergel vollkommen erklären. Solche Dünenbildungen können, wie mir Studien auf der kleinen Nilinsel zwischen Memphis und Helouan gezeigt haben, ausgesprochenen Sandwüstencharakter annehmen und es können daher mitten im Stromgebiete eines großen Flußes Zustände eintreten, die alle Eigentümlichkeiten des Wüstenklimas an sich tragen; es kann nicht nur zu der Bildung von „Schutzrinden“ auf Geröllen kommen, sondern auch zur Mumienbildung angeschwemmter Kadaver oder der auf der Insel selbst verendeten Tiere, Erscheinungen, die z. B. das Vorkommen der Trachodonmumien in der nordamerikanischen Kreideformation restlos erklären.

Daß in einzelnen Fällen ein katastrophaler, d. h. plötzlicher Untergang der in den Tendaguruschichten begrabenen Saurier angenommen werden muß, geht aus dem schon von W. JANENSCH in diesem Sinne gedeuteten Beispiel des Vorkommens einer ganzen

Herde fossiler kleiner Raubdinosaurier an einer enge begrenzten Fundstelle beim Orte Kindope hervor. Wahrscheinlich sind diese terrestrischen Raubtiere einer Hochwasserkatastrophe zum Opfer gefallen.

Daß jedoch alle großen Sauropoden und die übrigen Saurier der Tendaguruschichten durch eine Katastrophe vernichtet worden

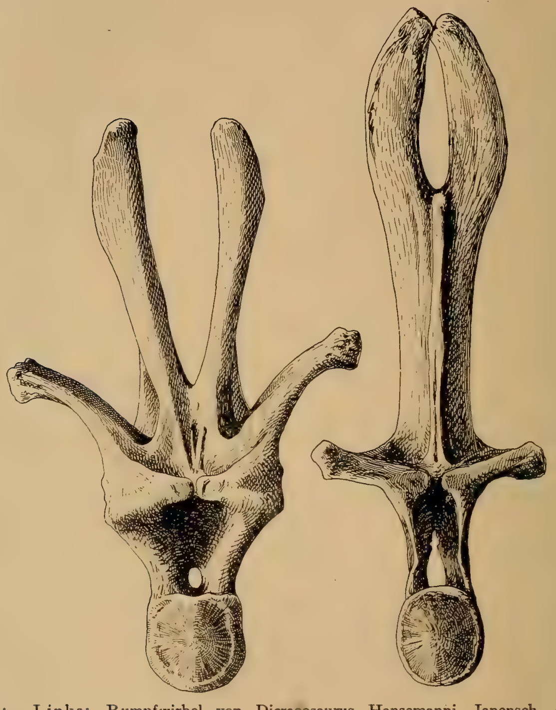


Fig. 384. Links: Rumpfwirbel von Dicraeosaurus Hansemanni, Janensch, aus den Tendaguruschichten Ostafrikas, von vorne gesehen. — Höhe 76,5 cm. — Rechts: Rumpfwirbel von Dicraeosaurus Sattleri, Janensch, ebendaher. — Höhe 88 cm. — Originale im Berliner Museum. (Orig.-Rekonstruktion auf Grundlage der Abbildungen der Originalstücke durch W. Janensch.)

sein sollten, dafür liegt meines Erachtens ebensowenig ein Grund vor wie bei dem massenhaften Auftreten der Dinosaurier in den Atlantosaurus Beds Nordamerikas. Die Leichen der Dinosaurier sind wahrscheinlich weither in den Lagunen zusammengeschwemmt worden. Die aquatischen Dinosaurier, wie Brachiosaurus und Dicraeosaurus (Fig. 384), können vielleicht durch Hochwässer ge-

tötet worden sein, wenn es auch immerhin wahrscheinlieh ist, daß ein aquatisches Tier wie z. B. Brachiosaurus, gut schwimmen konnte; wenn daher auch keineswegs alle Sauropoden, die in dem Stromgebiete lebten, bei einer Hochwasserkatastrophe notwendigerweise zugrunde gehen mußten, so mag doch ein schnell einsetzendes Hochwasser so manches Opfer gefordert haben. Das Hochwasser hat aber auch gewiß von allen Trockentälern her die in ihnen verendeten Leichen, die vielleicht zum Teile mumifiziert, zum Teile aber schon stark zerfallen waren, in den Hauptstrom hinabgeführt. So erklärt sich vielleicht das Vorkommen der vereinzelten Reste von Ornithischiern. Keinesfalls scheint mir jedoch die Hypothese haltbar, daß die Dinosaurier der Tendaguruschichten in einer Zeit langandauernder Dürre in die Schlammböden der Lagunen eingewandert und in ihnen versunken sind und daß Meereswellen die Knochen der verwesenden Skelette an ihren heutigen Fundort gewälzt haben.

Es ist unsere Aufgabe, die historischen Dokumente, welche uns in den Resten der vorzeitlichen Tierwelt erhalten sind, zu deuten und die zum Teil stark verwischten Schriftzüge dieser Urkunden wieder lesbar zu machen. Nur durch die sorgfältigste paläobiologische Analyse und das gewissenhafte Abwägen aller Erscheinungen, die uns bei der Prüfung dieser Fragen entgegentreten, können wir es vermeiden, auf falsche Fährten zu gelangen. Noch immer ist eine große Zahl von Fragen über das Leben der Dinosaurier offen und harrt weiterer, beharrlicher Versuche zu ihrer Lösung. Wenn wir uns aber bestreben, die biologischen Vorgänge der Vorzeit in weitestem Ausmaße mit den Erscheinungen der Jetztwelt in Einklang zu bringen, und uns bemühen, kunstvoll ausgeklügelten Theorien so weit als möglich aus dem Wege zu gehen, werden sich manche scheinbar rätselhafte Vorgänge auf viel einfachere Weise erklären lassen, als man vielfach anzunehmen geneigt zu sein scheint.

Literaturnachweise.

(1) J. B. Hatcher, Osteology of Haplacanthosaurus, with Description of a New Species and Remarks on the Probable Habits of the Sauropoda and the Age and Origin of the Atlantosaurus Beds. — (Memoirs of the Carnegie Museum, Vol. II, No. 1, November 1903.)

(2) N. H. Darton, Preliminary Report on the Geology and Underground Water Resources of the Central Great Plains. — (U. S. Geol. Survey, Professional Paper, No. 32, Washington 1905.)

N. H. DARTON, Geology of the Bighorn Mountains. — (Ibidem, Prof. Paper, No. 51, Washington 1906.)

C. C. MOOK, A Study of the Morrison Formation. — (Annals New York Acad. Sci., Vol. XXVII, 1916, p. 100.)

(3) W. D. MATTHEW, Dinosaurs. — (New York, Amer. Mus. Nat. Hist., 1915.)

(4) O. ABEL, Die Rekonstruktion des Diplodocus. — (Abhandlungen der k. k. zool. bot. Ges. in Wien, Bd. V, 3. Heft, Wien 1910, p. 6—8. Zusammenstellung der wichtigsten Fundstellen der Dinosaurier in den Atlantosaurus Beds der westlichen Gebiete der Vereinigten Staaten Nordamerikas.)

(5) Die wichtigste Literatur über Diplodocus, siehe unter Nachweis 4.

(6) E. S. RIGGS, Brachiosaurus altithorax, the largest known Dinosaur. — (American Journal of Science (4), Vol. XV, 1903, p. 299.)

(7) W. JANENSCH, Übersicht über die Wirbeltierfauna der Tendaguruschichten. — (Archiv für Biontologie, Berlin, Bd. III, 1. Heft, I. Teil, 1914, p. 82.)

(8) Neuere Untersuchungen von R. S. LULL lassen es zweifelhaft erscheinen, ob die Gattung aus den Tendaguruschichten zur Gattung Brachiosaurus zu stellen ist. Von Brachiosaurus sind die Halswirbel noch unbekannt, aber es scheint mir doch aus dem bei der nordamerikanischen Gattung und der ostafrikanischen Gattung gleichen Längenverhältnis der Vorder- und Hinterbeine hervorzugehen, daß es sich um dieselbe Form handelt. Nun sind aber bei der ostafrikanischen Gattung auch die Halswirbel gefunden worden und diese sind nun ebenso lang und groß wie bei der Gattung Barosaurus, so daß es nicht ausgeschlossen erscheint, daß Barosaurus und Brachiosaurus in viel engerer Beziehung zueinanderstehen, als LULL meint. Weitere Untersuchungen über das vorliegende Material und neue Funde werden uns hoffentlich darüber aufklären.

R. S. LULL, The Sauropod Dinosaur Barosaurus Marsh. — (Memoirs of the Connecticut Academy of Arts and Sciences, Vol. VI, December 1919, p. 1.)

(9) CH. W. GILMORE, Osteology of the Armored Dinosauria in the United States National Museum, with special Reference to the Genus Stegosaurus. — (Smithsonian Institution, U. S. Nat. Mus., Bulletin 89, Washington 1914, p. 137.)

(10) Derselbe, Osteology of the Carnivorous Dinosauria in the United States National Museum, with special Reference to the Genera Antrodemus (Allosaurus) and Ceratosaurus. — (Ibidem, Bulletin 110, Washington 1920, p. 159.)

(11) H. F. OSBORN, Ornitholestes Hermanni, A New Compsognathid Dinosaur from the Upper Jurassic. — (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, Vol. XIX, Art. 12, 1903, p. 459.)

Derselbe, Skeletal Adaptations of Ornitholestes, Struthiomimus, Tyrannosaurus. — (Ibidem, Vol. XXXV, Art. 43, 1917, p. 733.)

(12) Derselbe, The Structure and Classification of the Mesozoic Mammalia. — (Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Vol. IX, No. 2, July 1888, p. 186.)

Derselbe, Evolution of the Mammalian Molar Teeth. — (Biological Studies and Adresses, Vol. I. — New York 1907.)

(13) E. FRAAS, Ostafrikanische Dinosaurier. — Palaeontographica, Bd. LV, p. 105.

(14) W. JANENSCH, Bericht über den Verlauf der Tendaguruexpedition. — Übersicht über die Wirbeltierfauna der Tendaguruschichten, nebst einer kurzen Charakterisierung der neu aufgeführten Arten von Sauropoden. — Die Gliederung der Tendaguruschichten im Tendagurugebiet und die Entstehung der Saurierlagerstätten. — (Archiv für Biontologie, Bd. III, 1. und 3. Heft, 1914.)

E. Hennig, Kentrosaurus aethiopicus, der Stegosauride des Tendaguru. — (Sitzungsberichte d. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 1915, Nr. 6, p. 219.)

Der Name Kentrosaurus wurde von dem Verfasser später in Kentrurosaurus abgeändert.

Derselbe, Zweite Mitteilung über den Stegosauriden des Tendaguru. — (Ebenda, 1916, Nr. 6, p. 175.)

R. S. Lull, Sauropoda and Stegosauria of the Morrison of North America compared with those of Europe and Eastern Africa. — (Proceedings of the Paleontological Society, Bull. Geol. Soc. America, 1915, Vol. XXVI, p. 323.)

VIII. Am Strande von Solnhofen in Bayern in der Oberjurazeit.

Die Überreste, die uns in den Gesteinen früherer Erdzeitalter als historische Dokumente von dem Tierleben längst vergangener Zeiten erhalten geblieben sind, beschränken sich fast immer nur auf die harten, den Verwesungsprozeß überdauernden Skeletteile der verendeten Organismen. Nur in sehr wenigen Ausnahmefällen und unter besonders günstigen Bedingungen sind uns da und dort auch die Überreste solcher Organismen erhalten geblieben, die bei normalem Verlaufe des Fossilisationsprozesses spurlos vergehen. Eine solche Ausnahme bilden die im alttertiären Bernstein des ostpreußischen Samlandes mit den feinsten Einzelheiten erhaltenen Abdrücke von Insekten und anderen Organismen, deren Leiber freilich zerstört sind und von denen in einem um das frische Tier geformten und später erstarrten Harzabguß nur ein Häufchen Asche zurückgeblieben ist. Andere Ausnahmen sind die im Eise Sibiriens eingefrorenen eiszeitlichen Säugetiere, die im Erdwachs Galiziens und im Asphalt des Rancho La Brea in Kalifornien eingeschlossenen Leichen sowie eine weitere kleine Zahl besonderer Fälle, in denen uns von den vorzeitlichen Tieren nicht nur die der Zerstörung hartnäckigen Widerstand leistenden Skeletteile, sondern auch ihre Weichteile, wenigstens in schattenhaften Abdrücken, erhalten sind. Ganz vereinzelt treten uns auch noch da und dort in verschiedenen Gesteinen Lebensspuren vorzeitlicher Tiere in Gestalt von Fährten, Fraßspuren u. s. w. entgegen, die zwar als außerordentlich wertvolle Dokumente für die Erforschung des Tierlebens vergangener Zeiten zu betrachten sind, aber bei ihrer Seltenheit nur in sehr geringem Maße dazu beitragen können, unsere Vorstellungen von dem Tierleben früherer Erdzeitalter so vollständig zu gestalten, wie es nötig wäre, um ein lückenloses Bild von ihm zu gewinnen.

Unter diesen wenigen Ausnahmefällen, in denen uns besonders günstige Erhaltungsbedingungen die Möglichkeit verschafft haben, einen tieferen Einblick in das Tierleben früherer erdgeschichtlicher

Perioden zu bekommen, nehmen die Plattenkalke des Altmühlgebietes in Bayern, die unter dem Namen der „Solnhofener Schiefer" weltberühmt geworden sind, weitaus den ersten Rang ein. In allen größeren paläontologischen Sammlungen und in zahlreichen Privatsammlungen finden sich die durch ihren prachtvollen Erhaltungszustand berühmten Fossilfunde aus den oberjurassischen Plattenkalken Bayerns, die buchstäblich über die ganze Welt zerstreut worden sind.

Die heute schon nach vielen Tausenden zählenden Fundstücke können bei jenem, der nicht genauer über die Fundumstände orientiert ist, leicht den Eindruck erwecken, daß diese Kalkschiefer überaus reich an Fossilresten sind. Das gerade Gegenteil ist der Fall. Wer in der Hoffnung, bei einer Exkursion nach Solnhofen und den in der Umgebung liegenden Aufschlüssen des Altmühlgebietes eine stattliche Anzahl prächtiger und wertvoller Fossilfunde zu erbeuten, eine Reise dorthin unternimmt, wird bitter enttäuscht sein; nach tagelangem Umherklettern auf den Halden der Steinbrüche wird er zwar, namentlich in der Gegend von Eichstätt, zahlreiche Exemplare der planktonischen Crinoideengattung Saccocoma, mehrere Ammoniten und einige Leptolepis, das sind kleine, sardinengroße Fische, erbeuten können, aber es wäre ein ganz besonderer Glücksfall, wenn dem Sammler bei dieser Suche irgend ein größeres oder wertvolleres Fossil in die Hände fallen würde. Der Reichtum der Plattenkalke an Fossilresten ist nur ein scheinbarer und durch die intensive Steinbruchstätigkeit in Verbindung mit der auf Fossilreste gerichteten besonderen Aufmerksamkeit der Steinbruchsbesitzer und ihrer Arbeiter bedingt, die jedes in die Augen fallende Stück, das beim Brechen der Platten zum Vorschein kommt, sofort zur Seite legen. In klarster Weise tritt hier die Abhängigkeit unserer Wissenschaft von dem Ausbaue gewisser industrieller Betriebe in Erscheinung; würden die Steinbrüche in den Plattenkalken des Altmühlgebietes aus irgend welchen Gründen eines Tages stillstehen müssen, so würden wir kaum mehr hoffen können, in Zukunft unsere Kenntnisse von der Tierwelt, die in so prächtigen Exemplaren in diesen Schichten vertreten ist, noch wesentlich vermehren zu können.

Es mag daher nicht ohne Interesse sein, einiges über die Geschichte dieser Solnhofener Plattenkalkindustrie zu erfahren, deren Entwicklung die Wissenschaft einige ihrer wertvollsten Besitztümer, wie die beiden Exemplare des „Urvogels" Archaeopteryx verdankt.

Schon die Römer haben im Altmühltale mit dem Brechen der Kalkschiefer zu Bauzwecken begonnen. Die Limesforschung sowie die Ausgrabungen im Bereiche des Römerkastells in Pfünz an der Altmühl haben dafür deutliche Beweise geliefert. Schlechteres Plattenmaterial wurde zum Baue der Umfassungsmauern und der Türme

sowie der Kastellbauten, besseres als Plattenbelag für den Boden des römischen Militärbades benützt, das 1903 ausgegraben wurde (1). In anderen Römerkastellen, wie zu Weißenbach i. B. und zu Dambach wurden die Kalkschiefer zu Inschriftentafeln und Reibsteinen für Salben verwendet, ein weiterer Beweis dafür, daß schon damals ein regerer Steinbruchsbetrieb in diesem Gebiete geherrscht zu haben scheint.

Auch das Mittelalter verwendete die Plattenkalke des Altmühlgebietes zu technischen Zwecken, vorwiegend für Fußbodenplatten. Genaueres finden wir aber erst aus späterer Zeit über diese Betriebe erwähnt; im Jahre 1674 regelte der Fürstbischof Marquard von Eichstätt in seiner „Berg- und Steinbruchsordnung" den Betrieb der Steinbrüche bei Mörnsheim (2). Die später zu so hoher Bedeutung gelangten Lager bei Solnhofen selbst wurden erst im Jahre 1738 entdeckt und in dem später zu großer Berühmtheit gelangten Gemeindesteinbruch abzubauen begonnen. Heute sind diese Brüche fast ganz ausgebeutet. Daß jedoch schon früher ein reger Steinbruchsbetrieb in dieser Gegend geherrscht haben muß, der in die Zeit vor dem 30 jährigen Kriege und noch weiter zurückgeht, erhellt aus den als Bodenbelagplatten in alten Häusern noch vorhandenen Schiefertafeln und aus Dachbelagplatten. Im Jahre 1828 erfand der Eichstätter Glasermeister WEITENHILLER das Formatisieren der dünnen Schiefertafeln zu regelmäßigen „Dachziegeln", eine Industrie, die noch heute in voller Blüte steht. Daneben fanden die Plattenkalke mannigfache Verwendung als Grabsteine, Treppenstufen, Fensterbänke usw. Aber erst seit der Entdeckung der lithographischen Eigenschaften der Plattenkalke durch ALOIS SENEFELDER 1793 nahm die Plattenkalkindustrie einen ungeheueren Aufschwung und während früher nur gelegentliche Funde von Krebsen und Fischen Kunde von der in den Schiefern eingeschlossenen vorzeitlichen Tierwelt vermittelten, stieg die Zahl der Fossilfunde bei dem seit 1802 beständig gesteigerten Betriebe außerordentlich an. Dieser Industrie verdanken wir die Entdeckung der gewaltigen Zahl herrlicher Fossilreste, die durch die Erhaltung der feinsten Einzelheiten berühmt sind, wie die Abdrücke des Federnkleides des Urvogels Archaeopteryx, der Gallertschirme der Medusen, des Flügelgeäders der Libellen und vieler anderer Insekten oder der Flughäute des fliegenden Reptils Rhamphorhynchus. Seit die Lithographie mehr und mehr von der Phototypie und dem Lichtdruckverfahren verdrängt wird, ist die Steinbruchstätigkeit im Altmühlgebiet in stetiger Abnahme begriffen. Die außerordentliche Seltenheit der Fossilreste dürfte kaum gestatten, die Betriebe aus rein wissenschaftlichem Interesse aufrecht zu erhalten oder die bereits

verfallenen wieder in Angriff zu nehmen. An vereinzelten Stellen, wie am Meulenhardt bei Daiting, bei Solnhofen und Eichstätt wurden die Bohnerze abgebaut, welche sich in den Klüften und Schloten der Kalke in der Tertiärzeit gebildet hatten (3); bei dieser Gelegenheit sind außer einigen wertvollen Resten tertiärer Säugetiere auch in den angrenzenden Jurakalken viele kostbare Fossilreste aufgeschlossen worden. Auch diese Industrie ist ebenso wie die Plattenkalkindustrie entweder im Niedergange begriffen oder ganz aufgegeben worden und so werden vielleicht in absehbarer Zeit diese reichen Quellen der paläontologischen Forschung gänzlich versiegen.

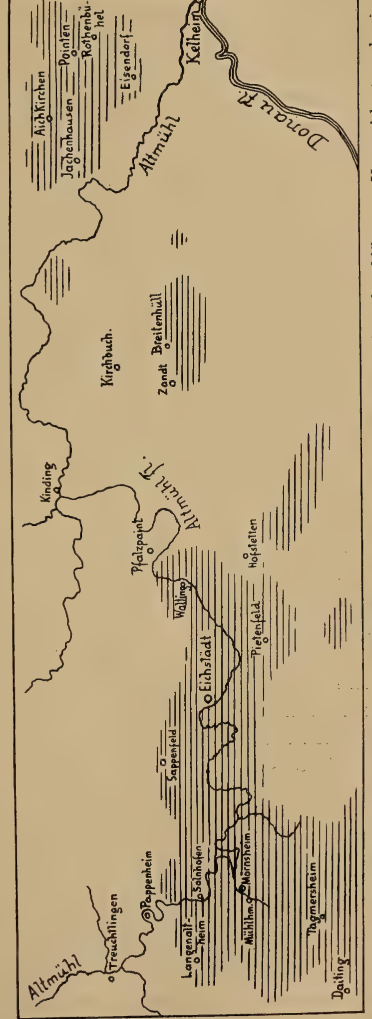


Fig. 385. Verbreitung der Plattenkalke der oberen Juraformation Bayerns im Gebiete des Altmühlflusses. Umgezeichnet nach einer von J. Walther auf Grund der Gümbelschen Übersichtskarte entworfenen Kartenskizze. — Die Plattenkalkgebiete sind durch horizontale Schraffen angedeutet, die Krebsscherenplatten und Dolomite sind weiß gelassen.

In der Regel spricht man von den „Solnhofener Schiefern“ als dem klassischen Fundort der tithonischen Fossilreste (Fig. 385). Das Gebiet von Solnhofen ist aber keineswegs die einzige Fundstelle; es ist zwar der Mittelpunkt des Abbaues der lithographischen Schiefer gewesen, aber die Brüche bei Eichstätt, Pappenheim, Zandt, Breitenhüll, Pfalzpaint, Langenaltheim und Daiting haben einen großen Teil der prächtigen Fossilfunde geliefert, die in der Regel als „Solnhofener Petrefakte“ bezeichnet und unter diesem Namen in den Handel ge-

bracht werden. Viele wertvolle, von den Steinbruchsarbeitern gekaufte Stücke tragen unrichtige Fundortsangaben, weil ihr Fund zuweilen von den Arbeitern den Steinbruchseigentümern verheimlicht und die Stücke oft vertauscht oder durch Zwischenhändler verschleppt werden. So ist es mitunter sehr schwer, den genauen Fundort manches Stückes nachträglich zu ermitteln; man weiß zwar, daß z. B. die Abdrücke der Medusenschirme fast zur Gänze aus den Brüchen von Pfalzpaint, die Reste von Geocoma dagegen aus Zandt stammen und daß eine andere Fundortsangabe in der Mehrzahl der Fälle falsch sein dürfte, aber die große Ähnlichkeit der Gesteinsbeschaffenheit aller Aufschlüsse der Plattenkalke macht derartige Feststellungen überaus schwierig und setzt eine genaue Kenntnis subtiler Unterschiede voraus, die man sich nur bei jahrelangem Sammeln an Ort und Stelle erwerben kann.

Es ist sehr zu bedauern, daß noch immer Jahr für Jahr nicht nur die häufigeren und daher im Handel billigeren Fundstücke für Schul- und Schülersammlungen als „Andenken“ usw. in alle Welt verschleppt werden. Freilich ist es ziemlich gleichgiltig, ob die in größeren Mengen gemachten Funde wie die kleinen, zu vielen Hunderten auftretenden Leptolepis (Fig. 398) oder die manche Schichtflächen der Plattenkalke von Eichstätt in dichten Mengen bedeckenden Saccocomen (Fig. 438), Aptychen, Ammoniten usw. in so und so viele verschiedene Sammlungen zerstreut werden. Aber unter den ‚Suiten Solnhofener Petrefakten“, die in vielen Privatsammlungen begraben liegen, befindet sich so manches für die Wissenschaft unersetzliche Unikum, das durch den Aufbewahrungsort und oft auch durch die Eifersucht oder Verständnislosigkeit seines Besitzers nicht allgemein zugänglich, ja oft ganz unbekannt ist und auf diese Weise für die Forschung, wenigstens für die Dauer seines Verbleibens in einer solchen Privatsammlung, verschlossen bleibt, ja sogar vielleicht später, wie dies leider schon in einigen Fällen geschehen ist, zugrunde geht oder der Verschollenheit anheimfällt.

Bevor wir daran gehen, eine Übersicht der gesamten Flora und Fauna zu geben, die uns in den meist prachtvoll erhaltenen Überresten aus den Plattenkalken des Altmühlgebietes in Bayern bekannt geworden ist, wollen wir uns mit der Frage beschäftigen, wie wir uns die Entstehung dieser Plattenkalke vorzustellen haben. Die Analyse dieses Problems wird uns manchen Fingerzeig dafür geben können, wie das Sterben und die Einbettung der Organismen im Bereiche der Ablagerungszone der Plattenkalke erfolgte und es werden sich aus diesen Erörterungen viele Tatsachen und Schlußfolgerungen ergeben, die für die Rekonstruktion eines Lebensbildes

der Solnhofener Gegend zur Zeit der oberen Juraformation von bestimmendem Einflusse sind.

Bis in die letzte Zeit hinein ist die Frage nach den Beziehungen zwischen den Plattenkalken und den angrenzenden Gesteinen ungeklärt gewesen. Seitdem W. von Guembel (4) in den Plattenkalken oder „lithographischen Schiefern" Bayerns nur eine von den Frankendolomiten und Felsenkalken faziell verschiedene, aber ihnen gleichalterige Bildung erblickte, galt diese Ansicht fast allgemein als die richtige Lösung des Problems. Besonders J. Walther hat diese Auffassung in seiner außerordentlich wichtigen und wertvollen Untersuchung über die Fauna der Solnhofener Plattenkalke zu stützen und durch eine Reihe von Beispielen zu belegen gesucht (5). Nach J. Walther haben wir uns die Bildung der Plattenkalke so vorzustellen, daß sie in einer Reihe sehr seichter Lagunen am Rande von Koralleninseln erfolgte, die sich zu dieser Zeit in Süddeutschland ausbreiteten. Nach den geologischen Profilen, die W. von Guembel mitgeteilt hat, liegen bei Kelheim-Winzer und Neukelheim große, ungeschichtete Linsen von Korallenkalk mitten zwischen den dünngeschichteten Plattenkalken und beweisen daher schlagend die fazielle Natur der Plattenkalke in Beziehung zu den ungeschichteten Riffkalken. Speziell bei den genannten Aufschlüssen ist nach J. Walther zu beobachten, daß von den an die Plattenkalklagunen angrenzenden Teilen der Riffe wiederholt Riffkorallen und andere riffbildende Organismen auf den feinen Schlammboden hinübergriffen, der später zu dem Plattenkalk erhärtete, und daß dann später neuerlich eine Zudeckung dieser Riffzungen mit feinem Kalkschlamm erfolgte.

In dem nördlich von der eigentlichen Verbreitungszone der Plattenkalke gelegenen Gebiete, das als der „Frankenjura" bekannt ist, finden wir die Plattenkalke nicht mehr entwickelt; an ihrer Stelle treten Gesteine auf, die durch das häufige Vorkommen kleiner Krebse der Gattungen Magila und Prosopon sowie durch viele kleine Muscheln, Schnecken und Brachiopoden gekennzeichnet sind und nach diesen Fossileinschlüssen den Namen „Krebsscherenkalke" oder „Prosoponkalke" erhalten haben. Während nun die früheren Forscher zu der Meinung geführt worden waren, daß diese Art der geographischen Verbreitung der Plattenkalke und der Krebsscherenkalke durch fazielle Unterschiede bedingt sei, gelangte Theodor Schneid (6) bei seinen vor einigen Jahren veröffentlichen Untersuchungen zu entgegengesetzten Ergebnissen. Er erbrachte den Nachweis, daß es sich in beiden Bildungen um zeitlich verschiedene Ablagerungen handle, deren Lagerungsverhältnisse wesentlich durch tektonische Vorgänge, nämlich Verwerfungen, beeinflußt worden sind, so daß das Nebeneinandervorkommen beider Gesteinstypen nicht auf fazielle Differenzen

zurückgeführt werden darf. Daß jedoch in einigen Fällen, wie in dem erwähnten Beispiel von Kelheim-Winzer und Neukelheim, doch da und dort solche fazielle Verschiedenheiten bestehen und ja auch bestanden haben müssen, steht auch trotz der Feststellungen SCHNEIDS außer Zweifel, nur wird das Bild, das wir uns von der Ausdehnung der Gebiete zu machen haben, in denen die Plattenkalke zur Ablagerung gelangt sind, ein sehr wesentlich verschiedenes von dem früheren, da wir die räumliche Beschränkung dieser Gesteinstype nunmehr als eine Folgeerscheinung lokaler Störungen aufzufassen haben, die das einstige Verbreitungsgebiet der Plattenkalke sehr stark beeinflußt haben. Wir werden zu der Vorstellung gedrängt, daß das ursprüngliche Ablagerungsgebiet der Plattenkalke viel größer gewesen sein muß, als dies aus dem heutigen Verbreitungsgebiete erschlossen werden kann.

Das eben erörterte Problem bildet aber erst die Einleitung zu einer ganzen Kette von Fragen, die mit der Entstehung der Plattenkalke zusammenhängen. Wir wollen diese Fragen der Reihe nach besprechen und zusehen, was für Schlüsse sich aus der Beantwortung der verschiedenen Fragen mit zwingender Notwendigkeit ergeben.

Zu den wichtigsten Fragen, die uns bei der Analyse einer fossilen Fauna entgegentreten, gehört die nach dem Lebensorte der in einem Gesteine eingeschlossenen Fossilreste.

In früherer Zeit hat man zumeist die Frage nach dem Wohnorte fossiler Formen, die in einem Gesteine begraben liegen, dahin beantwortet, daß man nach dem allgemeinen Charakter der überwiegenden Mehrzahl der vorhandenen Formen einen Schluß auf die Natur der Ablagerung gezogen hat und dieselbe als eine marine oder fluviatile oder terrestrische etc. feststellte. Der Rest von Formen, der sich nicht auf den ersten Blick als diesem Lebensgebiete angehörig erwies, wurde in sehr vielen Fällen in irgend welche Beziehungen zu dem betreffenden Lebensgebiete zu bringen gesucht und nur dann eine Ausnahme davon gemacht, wenn die fremde Herkunft solcher Typen zu stark in die Augen sprang. Man hat auch bei der Analyse der „Solnhofener Fauna“, unter welchem Namen die gesamte Fauna der oberjurassischen Plattenkalke Bayerns zusammengefaßt zu werden pflegt, in früheren Zeiten diesen Fehler begangen und es ist das Verdienst J. WALTHERS, zuerst die Analyse der Fauna der Plattenkalke durchgeführt zu haben (5).

Aus dieser genauen Analyse der Fauna hat sich ergeben, daß die als Begräbnisorte so vieler Tiere dienenden Gebiete, in denen sich die Plattenkalke bildeten, nur zu einem ganz verschwindend geringen Teile auch wirklich die W o h n o r t e der betreffenden Fomen gewesen sind.

Die Untersuchungen von J. WALTHER (5) und die späteren von A. HANDLIRSCH über die Insekten der Plattenkalke (7) haben es überaus wahrscheinlich gemacht, daß nur sehr wenige Arten im Bereiche der Schlammgründe lebten, in denen sich die Kalkschiefer bildeten und daß die überwiegende Mehrzahl der Insekten ortsfremd gewesen ist. Zu diesen wenigen einheimischen Faunenelementen gehört eine sehr eigentümliche, langfüßige Type, Chresmoda obscura Germar, die in ihrem Gesamtbilde sehr an die langbeinigen Wasserläufer erinnert. Nach A. HANDLIRSCH ist Chresmoda der älteste Vertreter der Ordnung der Gespenstheuschrecken oder Phasmoidea und das häufige Vorkommen von Larven dieser Form, die von den Händlern in der Regel unter der Bezeichnung „Spinnen" in den Handel gebracht werden, spricht neben dem allgemeinen Habitus dieser Insektenform dafür, daß sie zu den einheimischen Bewohnern der Schlammgründe gehörte, ebenso wie die verschiedenen Wasserwanzen, unter denen Arten der Gattung Mesobelostomum (Fig. 429) am häufigsten gefunden werden.

Unter den ungefähr 580 bisher bekannten Arten der Solnhofener Fauna sind die genannten Typen wahrscheinlich die einzigen, die man als endemische ansprechen kann. Alle übrigen Formen sind ortsfremd und haben ihren Wohnort außerhalb des Plattenkalkgebietes gehabt.

Neben diesen endemischen Arten des Gebietes haben aber noch eine Anzahl anderer, wenigstens vorübergehend, im Bereiche der Plattenkalkgründe gelebt. Unter diesen Arten haben wir zu unterscheiden zwischen Bewohnern des Festlandes, die auf Nahrungssuche hierher kamen, wie ihre Fährten beweisen, und zwischen Bewohnern des Meeres, die von der Flut in die seichten Küstenlagunen geschwemmt worden sind, und, wenn es ihnen nicht gelang, wieder das offene Meer zu erreichen, nach dem Ablaufen des Wassers noch eine Zeitlang lebten und dann verendeten. In diesen Fällen handelt es sich in den Plattenkalken zwar um den Todesort und Begräbnisort, aber nicht um den Wohnort der betreffenden Tiere.

Eine der schönsten Fährten, die uns in den Plattenkalken erhalten geblieben sind, ist die in Fig. 405 abgebildete. Am Gaisberg und Blumenberg bei Eichstätt und in Langenaltheim bei Solnhofen ist zu wiederholten Malen eine Fährte in den Schiefern beobachtet worden, die OPPEL zuerst als die Fährte des Urvogels (Archaeopteryx) beschrieb (8), worin sich ihm WALTHER (5) anschloß. Ich habe darzulegen versucht, daß diese Fährte nicht mit dem Urvogel in Beziehung gebracht werden kann (9). Die Fährte besteht aus den Abdrücken der beiden Hinterfüße und der beiden Vorderfüße; die

Abdrücke der Hinterfüße stehen voneinander in transversaler Richtung 6 cm, die der Vorderfüße nur 3 cm ab. Die Verbindungslinie der Fährten beider Fußpaare steht senkrecht auf die Bewegungsrichtung; das Tier kann sich also nur hüpfend auf dem Boden fortbewegt haben. Die vorderen Eindrücke sind oval und es kann sich hier nur um den Abdruck einer Kralle des Vorderfußes handeln, während das hintere Fährtenpaar die deutlichen Eindrücke dreier Zehen aufweist. In der Mitte der beiden Fährtengruppen verläuft eine Rinne, die dem auf dem Boden nachgeschleppten Schwanze entspricht. Mitunter sieht man, wie WALTHER anführt, in einem Abstand von 2 cm von den Enden der Zeheneindrücke die vertieften Eindrücke der Krallen.



Fig. 386. Limulus Walchi, ein Verwandter des rezenten „Molukkenkrebses", aus dem lithographischen Schiefer des Blumenberges bei Eichstätt in Bayern, mit Eindrücken seiner Füße und des Telsons: das Tier kroch, nachdem es in die Lagune geschwemmt worden war und sich das Wasser verlaufen hatte, noch eine Strecke weit auf dem immer zäher werdenden Kalkschlamm fort, bis es stecken blieb und verendete. Ungefähr $^1/_2$ natürliche Größe. (Nach einer Photographie von Prof. Dr. J. SCHWERTSCHLAGER in Eichstätt.)

Es scheint, daß es sich in dieser Fährte nicht um die des Urvogels oder eines anderen, bis jetzt nur durch die Fährte bekannten Vogels handelt, sondern daß sie von einem kleinen Dinosaurier hervorgebracht worden ist. Unter den Landraubtieren der Solnhofener Fauna kennen wir eine kleine, etwa katzengroße Dinosaurierform, die nur in einem einzigen Exemplar aus den Plattenkalken von Jachenhausen in der Oberpfalz bekannt geworden ist, das eine in die Jachenhausener Lagune eingeschwemmte Leiche darstellt, die schon im Zustande starker Verwesung strandete, wie die sehr stark zerfallenen Knochen des Skelettes beweisen. Die drei Streifen, welche auf der rechten Seite der im Staatsmuseum in München befindlichen Platte sichtbar sind, rühren von den drei auf dem Schlamme bei der Einschwemmung des Restes geschleiften Zehen des Hinterfußes

her (Fig. 399). Mit einer solchen Dinosaurierform, möglicherweise mit Compsognathus selbst, scheinen mir diese Fährten am ehesten in Zusammenhang gebracht werden zu können; freilich wird es sich bei den Tieren, die über den noch feuchten Schlamm an den verschiedenen Fundstellen der Fährten gehüpft sind, um etwas kleinere Exemplare gehandelt haben. Mit Flugsauriern können diese Fährten keinesfalls in Beziehung gebracht werden.

Auch eine andere Fährtentype, die von WINKLER (10) mit einem Flugsaurier in Beziehung gebracht wird, der nach seiner Ansicht auf dem Schlamme herumhüpfte, beansprucht bei der Frage nach den Lebensspuren von Festlandstieren im Bereiche der Kalkschlammlagunen des Altmühlgebietes unser Interesse. WINKLER hat die Vermutung ausgesprochen, daß die betreffende Fährte von Pterodactylus Kochi eingedrückt worden ist. Da ich nur die Abbildung der Fährte kenne, vermag ich nur mit Vorbehalt eine Vermutung über die Natur derselben zu äußern. Sicher scheint es mir jedoch zu sein, daß an einen Flugsaurier nicht gedacht werden darf, wenn wir das Tier ermitteln wollen, dem diese Abdrücke zuzuschreiben sind. Es kann sich meines Erachtens überhaupt nicht um einen Saurier oder ein anderes, wie WALTHER meint, „hüpfendes“ Tier handeln. Es scheint mir vielmehr diese Fährte von einem Limulus eingedrückt worden zu sein, wofür namentlich die Form des Abdruckes an der Stelle sprechen würde, an der das Tier gewendet hat. Die vielen Fährten, die Limulus in den Plattenkalken hinterlassen hat (Fig. 386), erklären sich nicht etwa daraus, daß dieses dem lebenden Molukkenkrebs sehr nahe verwandte Tier im Bereiche der Solnhofener Lagunen lebte, sondern aus dem Umstande, daß es sich, von der zurückweichenden Flut bei Ebbe an den Strand gesetzt, noch eine Zeitlang am Leben erhielt und über die Schlammfläche fortkroch, solange sie noch feucht war. Die Arbeiter kennen diese Fährten sehr gut und wissen, daß sie bei Verfolgung derselben über die Schichtfläche in der Regel auch das Tier selbst antreffen; zuweilen hat man die Spur bis zu einer Länge von 10 m verfolgen können. Eine sehr schöne Platte, die in der von Professor J. SCHWERTSCHLAGER zusammengebrachten Sammlung des Lyzeums in Eichstätt liegt (11), zeigt einen Limulus, der vor dem Verenden noch achtmal mit dem Schwanzstachel in den Schlamm schlug, ohne daß es ihm gelungen wäre, sich aus dem in der Sonne immer zäher werdenden Schlamm zu befreien (12).

Auch viele andere Fährtentypen, deren Beziehungen zu bestimmten Tieren erst zum Teile aufgehellt sind, sprechen dafür, daß es manchen in die Lagunen eingeschwemmten Tieren zwar geglückt ist, sich noch eine kleinere oder größere Strecke weit auf dem lang-

sam erhärtenden Schlamm fortzubewegen, daß sie aber bei diesen Bemühungen oft verendeten, bevor sie das rettende offene Meer wieder erreichen konnten. Wenn wir da und dort Spuren davon finden, daß eine Saccocoma eine kleine Strecke weit auf dem Schlamme mit Hilfe ihrer Arme fortgekrochen ist oder wenn wir ähnliche Versuche auch bei einem Cephalopoden feststellen können, wie dies von JAEKEL beschrieben worden ist, so handelt es sich in allen diesen Fällen um ortsfremde Tiere, die hier auf dem austrocknenden, zähen Kalkschlamme verzweifelte Versuche zu ihrer Rettung machten, die aber in den meisten Fällen nicht geglückt zu sein scheinen.

Solche Spuren des **Todeskampfes** sind von Angehörigen verschiedener Tiergruppen in den Plattenkalken nachgewiesen worden. So zeigt ein prachtvoll erhaltenes Exemplar eines Tintenfisches (Trachy-



Fig. 388. Spuren des Todeskampfes bei einem lebend in die Lagune von Kelheim in der Tithonzeit Bayerns eingeschwemmten kleinen Reptil, Homoeosaurus brevipes, H. von Mey., in $^{1}/_{3}$ der natürlichen Größe. Die Photographie gibt deutlich den Eindruck wieder, den das in den Schlamm einsinkende Tier hinterließ; mit Hilfe des Schwanzes ist es ihm wieder gelungen, sich in die Höhe zu schnellen, wobei es jedoch auf die linke Körperseite fiel und mit den linken Gliedmaßen so tief in den Schlamm geriet, daß es sich nicht mehr zu befreien vermochte und verendete. Original in München. (Nach A. ROTHPLETZ.)

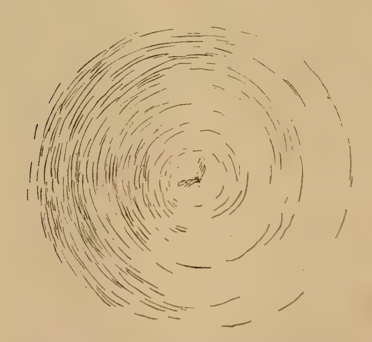


Fig. 387. Strudelloch eines Insekts im Solnhofener Schiefer. Original im Museum zu Berlin. (Nach J. WALTHER.)

teuthis hastiformis Rüpp.), wie das Tier mit seinen Tentakeln, als es auf den Schlamm gesetzt worden war, wütend um sich schlug, jedesmal einen Eindruck des Tentakels im Schlamme zurücklassend (Fig. 434). Neben der Mundregion liegen Teile eines anderen Cephalopoden und es ist möglich, daß das gestrandete Tier im Todeskampfe die halbverdauten Reste ausgespien hat.

Im Berliner Museum befindet sich eine Platte, in deren Mitte ein kleines Insekt liegt, umgeben von konzentrischen Ringen, die zusammen eine flache Schüssel bilden, in deren Mittelpunkt das Tier mit ausgebreiteten Flügeln liegt. Unzweifelhaft ist das ein seichtes Strudelloch, das das zarte Tier im Todeskampfe mit seinen zitternden Flügeln in dem noch weichen Schlamme hervorgebracht hat (Fig. 387).

Zäher war wohl der Schlamm, in den der kleine Homoeosaurus breviceps bei Kelheim gelangte (Fig. 388). Dieses kleine Reptil aus der Verwandtschaft der heute noch lebenden Brückenechse (Sphenodon) Neuseelands war zuerst im Kalkschlamm stecken geblieben, doch war es ihm, wie ROTHPLETZ dargelegt hat, noch möglich, sich durch eine kräftige Bewegung mit dem Schwanze in die Höhe zu schnellen und zur Seite zu werfen. Dabei geriet es aber, niederfallend, mit den linken Gliedmaßen noch tiefer in den Schlamm als vorher, so daß es sich nicht mehr zu befreien vermochte und in dieser Stellung verendete (13).

Diese Spuren des Todeskampfes, die uns von den letzten Augenblicken eines in die Lagunen eingeschwemmten Tieres Zeugnis ablegen, sind gleichzeitig Beweise für die Ortsfremdheit dieser Formen. In der Tat wäre es auch schwer verständlich, wie sich aquatische Lebewesen längere Zeit in einem so seichten und offenbar rasch austrocknenden Lagunengebiet am Leben hätten erhalten können. Wir haben unter den endemischen Formen des Solnhofener Lagunengebietes nur Chresmoda und einige Wasserwanzen anführen können; diese Formen werden imstande gewesen sein, sich mit den zurückziehenden Wogen zu flüchten und nur vereinzelte Exemplare werden bei dem Zurückweichen der Flut in dem zäh werdenden Schlamme stecken geblieben und verendet sein. Diese Feststellungen führen uns aber bereits zu der wichtigen Schlußfolgerung, daß das Lagunengebiet von Solnhofen in den meisten Teilen sehr flach gewesen sein muß und daß die in den Plattenkalken fossil gewordenen Tiere ortsfremd gewesen sind.

Ist auch gewiß ein großer Teil der Fossilreste der Plattenkalke in lebendem Zustande in dem Bereich der todbringenden Schlammlagunen gelangt, so scheint doch der überwiegende Teil aller Fossileinschlüsse dieser Schiefer schon in verendetem Zustand gestrandet zu sein. Es ist eine dankbare und interessante Aufgabe gewesen, die J. WALTHER in der Festschrift für ERNST HAECKEL übernommen hat, die Verschiedenheit der Umstände, unter denen die Tiere bei Solnhofen, Eichstätt und an den anderen berühmten Fundstellen der Plattenkalke fossil geworden sind, näher zu untersuchen und prüfen, welche Typen noch lebend in den Bereich der Lagunen gelangt sein müssen und welche schon als Leichen hierher gebracht worden sind

So werden wir kaum darüber in Zweifel sein können, daß das häufigste Fossil der Plattenkalke, die kleine planktonisch lebende, stiellose Crinoideengattung Saccocoma, meist in lebendem Zustande schwarmweise eingeschwemmt worden ist. Freilich haben wir auch Anzeichen dafür, daß die Tiere zuweilen schon in totem Zustande



Fig. 389. Mehrere Exemplare von Leptolepis sprattiformis in gekrümmter Stellung (Todeskampf), die von einer aus der Lagune von Solnhofen zurückflutenden Welle auf das Trockene gesetzt wurden und verendeten. Deutlich ist eine paarweise Gruppierung einzelner Exemplare festzustellen, die darauf schließen läßt, daß die Paare zur Laichzeit in die seichten Lagunen gelangten, wo sie in großen Mengen verendeten. Stark verkleinert. (Photographie von Prof. Dr. F. DREVERMANN nach der Originalplatte im Senckenbergischen Museum zu Frankfurt a. M.)

auf den Schlamm gesetzt wurden, denn wir finden manche zerfallen, während daneben wohl erhaltene liegen. So ist auch die Saccocoma Schwertschlageri, die WALTHER beschrieben hat, kaum etwas anderes wie eine schon in verendetem Zustande eingeschwemmte Saccocoma pectinata, mit der S. Schwertschlageri durchaus übereinstimmt und sich nur dadurch von ihr unterscheidet, daß sich je zwei Armenden

mit den Spitzen aneinanderschließen. Professor SCHWERTSCHLAGER war so freundlich, mir seine Exemplare zu zeigen und eines der Sammlung des paläobiologischen Lehrapparates zu überlassen. Eine genauere Untersuchung der Reste ergab, daß es sich hier wohl um nichts anderes handeln dürfte wie um eine Erscheinung, die in Gewässern zu beobachten ist, an deren Oberfläche sich ein dünnes Schlammhäutchen ausbreitet, das Fühler und Beine von toten Insekten zu verkleben vermag.

Auch der kleine Leptolepis spratiformis, der zuweilen in ganzen Schwärmen auf den Schichtflächen auftritt (Fig. 389), ist wohl meist in lebendem Zustande eingeschwemmt worden. J. WALTHER hat darauf aufmerksam gemacht, daß auf großen Platten, auf denen ganze Schwärme von Leptolepis beisammen liegen, unverkennbar ein paarweises Vorkommen zu beobachten ist; bald sind „die beiden hintereinander geschwommen, bald liegen sie parallel nebeneinander, dicht aneinander gedrängt, oder sie berühren sich mit den Köpfchen". Eine Platte, die im Senckenbergmuseum zu Frankfurt am Main liegt, zeigt dieselbe Erscheinung. „Herr EHRENSBERGER", schreibt WALTHER weiter, „fand in einem Bruch zwei prachtvoll erhaltene Exemplare von Spathobatis mirabilis" (ein rochenförmiger Knorpelfisch). „Sie waren von Norden nach Süden hintereinander geschwommen, das Männchen voraus, einige Meter dahinter das Weibchen, und das Wasser, das sie trug, muß sich so rasch wieder verlaufen haben, daß sie ohne langen Todeskampf verendeten".

Ebenso werden wir wohl nicht darüber im Zweifel sein können, daß die in großen Schwärmen in den Brüchen von Pfalzpaint auftretenden Medusen (Fig. 390), von denen später noch die Rede sein wird, zum überwiegenden Teile lebend an den Strand gesetzt worden sind, in gleicher Weise, wie dies heute mit den Medusenschwärmen der Fall ist, die von der Strömung an seichte Küsten geschwemmt werden, wenn sie in ungeheueren Mengen die Meeresoberfläche bedecken.

Halten wir noch weiter Umschau nach Formen, die lebend in den Bereich der Schlammlagunen gelangt sein müssen, so finden wir solche unter den Ammoniten. Einzelne Schichtflächen der Steinbrüche von Eichstätt sind bedeckt mit den Schalen kleiner Oppelien, die alle von gleicher Größe sind und sichtlich einem geschlossenen Schwarme angehörten. Bei allen liegt der Verschlußapparat des Gehäuses, die beiden Aptychen, an derselben Stelle, aber obwohl die Tiere lebend an den Strand geworfen worden sein müssen, finden wir hier ebensowenig wie bei irgend einem anderen Ammoniten aus den Plattenkalken die geringsten Andeutungen von

den Weichteilen, die stets spurlos vergangen sind, ohne den schattenhaftesten Abdruck hinterlassen zu haben.

Indessen scheinen nicht überall die gleichen Verhältnisse wie in Solnhofen, Eichstätt, Pfalzpaint und an den meisten anderen Orten des Altmühler Plattenkalkgebietes geherrscht zu haben. So muß es auffallen, daß, im Gegensatze zu den genannten Fundstellen, bei Kelheim die Fischleichen und Reptilleichen (Fig. 391) sehr stark zerfallen sind. Es wäre schwer, eine Erklärung in der Richtung

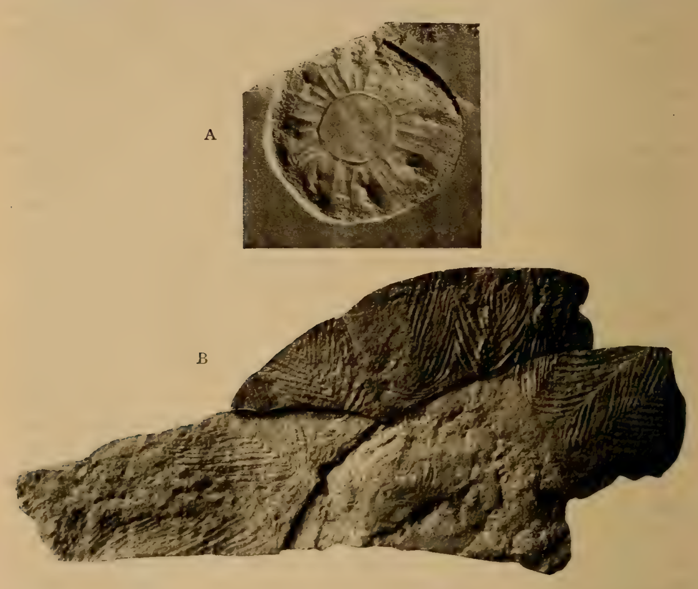


Fig. 390. Abdrücke zweier Medusen aus dem lithographischen Schiefer von Pfalzpaint in Bayern: A Ephyropsites jurassicus, Amm., in $^1/_5$ der natürlichen Größe. (Nach L. VON AMMON.) B Drei Bruchstücke vom Schirmrande einer großen Meduse (Myogramma spec.), in $^3/_8$ der natürlichen Größe, mit Abdrücken der in Fiederarkaden angeordneten Muskulatur. Original im Paläobiologischen Lehrapparate der Wiener Universität.

zu suchen, daß gerade hier stärker verweste Exemplare angetrieben und auf die Schlammflächen gelegt worden sind, während anderswo nur lebende oder besser erhaltene, d. h. weniger stark verweste Exemplare in den Bereich der schlammigen Küstenlagunen gelangt sein sollten. Dieser Gegensatz des Erhaltungszustandes bei Kelheim und ebenso bei Nusplingen im Vergleiche zu den anderen Fundorten muß eine andere Ursache haben und diese dürfte darin liegen, daß die Bedeckung der in das Schlammgebiet gelangten Tierleichen an jenen Fundorten, wo die Reste vorzüglich erhalten sind, sehr rasch

erfolgte, während bei Kelheim und Nusplingen die Leichen noch längere Zeit der Zerstörung durch die Verwesungsvorgänge ausgesetzt waren. Für die Frage nach der Herkunft des Gesteins-

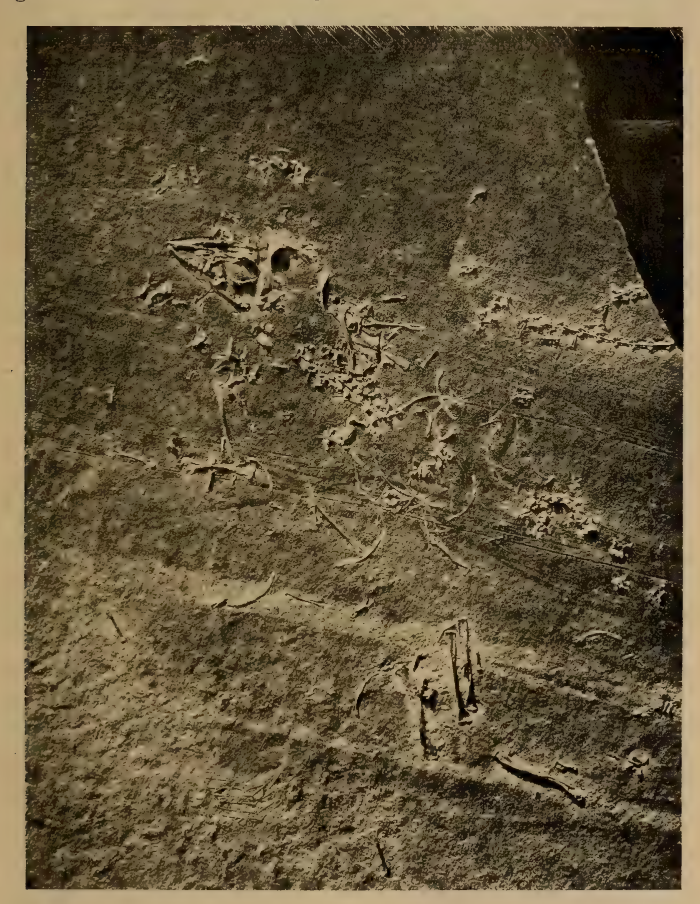


Fig. 391. Zerfallenes, in stark verwestem Zustande fossil gewordenes Skelett von Homoeosaurus Maximiliani H. v. Mey. aus den tithonischen Plattenkalken des Pointner Forstes bei Kelheim in Bayern. Etwa $^5/_7$ der nat. Größe. (Nach L. VON AMMON.)

materiales der Plattenkalke scheint mir diese Tatsache besondere Bedeutung zu besitzen.

Die Erscheinungen, die mit dem Verwesungsprozesse zusammenhängen, sind bei den Fossilresten aus den Plattenkalken in den ver-

schiedensten Ausbildungsformen zu beobachten. Sie sind nicht nur von großem allgemeinen Interesse, sondern für die Fragen nach der Entstehung der Plattenkalke, der Schnelligkeit der hermetischen und aseptischen Umhüllung und Bedeckung der Tierleichen und der für die ganze Ablagerung der Plattenkalke notwendigen Zeitspanne von äußerster Wichtigkeit. Wir werden uns daher mit diesem Problem, das auf eine ganze Reihe von Fragen Licht zu werfen geeignet ist, etwas näher beschäftigen müssen.

Wenn wir die früher erwähnte Platte mit dem prächtig erhaltenen Trachyteuthis hastiformis (Fig. 434), dessen Todeskampf durch die beim Herumschlagen der Tentakel im weichen Schlamm entstandenen Eindrücke dokumentarisch belegt ist, genauer betrachten, so sehen wir zahlreiche auffallende Erscheinungen.

Zunächst ist zu bemerken, daß der Körper des Tintenfisches auf der Kuppe einer ziemlich starken Wölbung liegt. Dieser Wölbung auf der Oberseite der Platte entspricht eine ovale Vertiefung auf der Unterseite. Nun könnte vielleicht die Ansicht geäußert werden, daß es unbewiesen sei, daß die gewölbte Seite der Oberseite und die vertiefte Seite der Unterseite der Platte entsprechen müsse, da ja das Umgekehrte näher liege; der schwere Körper des Tintenfisches sei im Gegenteil in den Schlamm eingesunken und es würde daher die ovale Vertiefung der Oberseite einer Schichte entsprechen, die über die Leiche deckenförmig gebreitet wurde.

Es läßt sich aber vollkommen einwandfrei nachweisen, daß die gewölbte Seite unserer Platte wirklich der Oberseite der Schichte entspricht. Betrachten wir die Platte genauer, so finden wir von dem Fossilreste eine große Anzahl von Sprüngen ausstrahlen, die mit kristallisiertem Kalkspat ausgefüllt sind. Weiters sehen wir an verschiedenen Stellen der Tafel eigentümliche, zackig umrissene Stellen, die gleichfalls mit Kalzit ausgefüllt sind. Wenden wir die Platte um, so finden wir nur ganz undeutliche Haarrisse an den Stellen, die den besonders breiten Radialsprüngen auf der anderen Schichtfläche entsprechen und an den Stellen, die den größeren unregelmäßig begrenzten, ausgezackten und mit Kalkspat ausgefüllten Stellen der Oberseite entsprechen, zeigen sich ganz feine Sprünge und zwar liegen diese in Grübchen. Es ist ganz klar, welche Erscheinung hier vorliegt. Es kann sich um nichts anderes als um Spratzgänge handeln, aus denen Gase ihren Weg durch den Schlamm nach oben zu gesucht und gefunden haben. Die Radialsprünge bebeweisen, daß im Bereiche des Mantels des Tintenfisches diese Gasentwicklung besonders stark gewesen sein muß. Mit diesen Sprüngen hängt auch die Aufwölbung des Teiles der Platte, die

durch den Körper des Cephalopoden bezeichnet wird, auf das engste zusammen. Es kann sich also hier nur um Verwesungsgase handeln, die ihren Weg nach oben zu nahmen, den Schlamm, der die Leiche umhüllte, aufblähten und stellenweise den erhärtenden Schlamm in derselben Weise sprengten, wie ein Vulkankegel durch Radialsprünge zerrissen wird. Da und dort haben sich die Gase auch neben dem Reste ihren Weg gebahnt und die Spratzlöcher gebildet, die später von kristallisiertem Kalkspat erfüllt worden sind.

Diese Untersuchung gibt uns auch einen sehr wertvollen Aufschluß über die Beschaffenheit des Gesteins zur Zeit seiner Bildung. Der Kalkschlamm ist jedenfalls sehr dickflüssig gewesen, muß einen nahezu hermetischen Abschluß für die von ihm umschlossenen Reste gebildet haben und ist keinesfalls für den Durchtritt der Verwesungsgase, die sich um die Leiche sammelten, so leicht passierbar gewesen wie etwa ein normaler Uferschlamm am Strande unserer heutigen Küsten. Schreiten wir heute einer Flachküste entlang, an der feines Schlammaterial oder feiner Sand angeschwemmt wird, in dem die Leichen ausgeworfener Meerestiere verwesen, so sieht man allenthalben Gasblasen aufsteigen, die den Schlamm aufwölben, bis sie zerplatzen und dann eine Grube zurücklassen. Dieses Entweichen der Verwesungsgase pflegt meist geradezu stürmisch vor sich zu gehen. Wo diese Vorgänge sich abspielen, da macht die Verwesung der Weichteile in dem feuchten Schlamm sehr rasche Fortschritte, besonders rasch in warmen Klimaten. Das sind die normalen Erscheinungen, unter denen ein Tierrest fossil wird und mit diesem rasch verlaufenden Verwesungsprosse und der leichten Möglichkeit des Entweichens der Verwesungsgase nach oben hängt es zusammen, daß in der Regel von einem so begrabenen Tiere sehr bald nichts anderes als die der Verwesung Widerstand leistenden Hartteile zurückbleiben, während die Weichteile spurlos zu vergehen pflegen.

Die beispiellos prachtvolle Erhaltung der Fossilreste in den Plattenkalken Bayerns ist eben durch die ungewöhnliche Feinkörnigkeit des Gesteinsmateriales, vor allem aber durch die Zähigkeit und die sehr rasche Erstarrung desselben bedingt, die eine kurze Zeit nach der Trockenlegung des Strandes noch ein Entweichen der Gase an Radialsprüngen und Spratzlöchern gestattete, aber dann sehr rasch diesen Prozeß zum Abschlusse brachte, so daß als letzte Wirkung der sich ansammelnden Verwesungsgase nur noch eine Aufwölbung der ganzen Schlammschichte eintrat, die aber auch sehr rasch zum Stillstande gelangte.

Es kann jedoch keinem Zweifel unterliegen, daß der später zu den Plattenkalken erhärtende Kalkschlamm der Lagunen von Soln-

hofen und der meisten anderen Fundorte des Altmühlgebietes in dem Momente, da die lebend oder tot auf ihm verstreuten Tiere strandeten, verhältnismäßig weich gewesen sein muß. Das geht nicht nur daraus hervor, daß manche Reste ziemlich tief in den Schlamm eingesunken sind, der sich an den Rändern der betreffenden Reste in derselben Weise zu Wülsten formte, wie wenn wir eine Tierleiche auf einen weichen Gipsbrei legen, sondern auch aus den schon früher besprochenen Spuren des Todeskampfes und der Fährten, welche verschiedene Tiere auf der Oberfläche des Schlammes eingedrückt haben.

Wir sehen somit, daß der Kalkschlamm in dem Momente, da die Tierleichen von den Wogen auf ihm niedergesetzt wurden, sehr weich gewesen sein muß, daß er aber schon kurze Zeit danach erhärtet sein muß. Das beweisen die verschiedenen Exemplare von Limulus, die zwar noch eine kurze Strecke, höchstens 10 m weit, auf dem zäher werdenden Schlamme zu laufen vermochten, dann aber immer stecken blieben und verendeten. Wir haben darin einen Anhaltspunkt für die Schnelligkeit des Erhärtungsprozesses.

Es ist auch weiters klar, daß die rasche Erhärtung des Schlammes durch die Trockenlegung der ganzen Fläche bedingt sein muß, über die das Meer seine Reste ausbreitete. Das Gebiet, in dem die Plattenkalke gebildet wurden, ist also auf keinen Fall ständig überflutet gewesen, sondern das Wasser muß sich nach jeder Überflutung sehr rasch wieder verlaufen haben.

Wir werden aber noch weitere Schlüsse aus der Analyse dieser Erscheinungen ziehen dürfen. Ist die ganze, mit Tierresten übersäte Schlammfläche vom Meere so rasch verlassen worden, daß der Schlamm aus einem breiigen Zustand sehr schnell in den eines erstarrenden Gipsbreies überging, so muß auch andererseits die neuerliche Bedeckung dieser Fläche schon nach einer sehr kurzen Spanne eingetreten sein. Es wäre ja sonst vollkommen ausgeschlossen, daß die Tierleichen in so prachtvoller Erhaltung erhalten bleiben konnten; der Verwesungsprozeß, der zwar an den von Schlamm allseits umschlossenen Leichen gehemmt wurde, hätte ja bei den frei auf der Oberfläche liegenden Leichen ungestört weiter schreiten können und wir würden zwar die Unterseite der auf dem Schlamme kleben gebliebenen Tierleichen in vorzüglicher Erhaltung vor uns haben, nicht aber auch die Oberseite derselben. Die Leichen müssen daher sehr rasch von einer schützenden Gesteinsschichte bedeckt worden sein.

Wir kommen damit zu einem der am meisten umstrittenen Probleme bei der Frage nach der Bildungsweise der Plattenkalke Bayerns. Welcher Art und welcher Herkunft ist dieser Kalkschlamm? Ist er marinen Ursprungs? Welche Vorgänge müssen

es gewesen sein, durch deren Verkettung diese so eigenartige Gesteinsbildung zustande gekommen ist? Läßt sich, werden wir uns weiter fragen müssen, vielleicht ein Schluß auf die Zeitdauer ziehen, die zu der Ablagerung einer einzelnen Schichte erforderlich gewesen ist und können wir daraus vielleicht einen Schluß auf die Dauer der ganzen Zeit ziehen, die für die Bildung der gesamten Plattenkalke erforderlich war?

Bei dem großen Interesse, das mit der ganzen Frage der Solnhofener Schiefer und ihrer Fauna verknüpft ist, kann es nicht verwunderlich sein, daß diese Probleme schon wiederholt aufgerollt und zu lösen versucht worden sind. Am eingehendsten hat sich A. ROTHPLETZ mit diesen Fragen beschäftigt (13) und wir wollen daher auf die Besprechung seiner Beweisgründe, die ihn zu dem Schlusse einer sehr kurzen Zeitdauer für die gesamte Ablagerung der Plattenkalke geführt haben, näher eingehen.

Zu den häufigsten Fossilfunden der Plattenkalke Bayerns gehören zartschalige Ammoniten, unter denen die Arten der Gattungen Oppelia, Perisphinctes und Aspidoceras die häufigsten sind. Zuweilen glückt es, auf einer Schichtfläche eine große Zahl nebeneinanderliegender Gehäuse von Oppelien aufzufinden, in deren Inneren die Aptychen in normaler Stellung erhalten sind (Fig. 392). Da die Aptychen meist im Inneren der Schale und nur sehr selten außerhalb der Wohnkammer liegen, so geht daraus hervor, daß die Tiere von den Wellen lebend in die Lagunen geschwemmt wurden und erst nach dem Ablaufen des Wassers zugrunde gingen.

Auffallenderweise sind die Schalen der Gehäuse fast immer zerstört und es ist nur ihr scharfer Abdruck auf dem später zu dem Plattenkalk erhärteten Schlamm erhalten geblieben. Zweifellos muß der Auflösungsprozeß längere Zeit in Anspruch genommen haben; er kann erst dann eingesetzt haben, nachdem die Gehäuse schon von einer neuen Schlammschichte überdeckt worden waren.

Die Luftkammern der Ammonitengehäuse sind meist zusammengedrückt; nur die Wohnkammer, in die zuweilen schon bei der Einbettung des Gehäuses Schlamm eingedrungen war, hat sich in einzelnen Fällen ohne Deformierung in ihrer ursprünglichen Gestalt erhalten. Nur in seltenen Fällen sind die inneren Umgänge der Gehäuse nicht zusammengedrückt; sie sind in diesem Falle von Kalkspatkristallen ausgefüllt, wie wir dies in so vielen anderen ammonitenführenden Gesteinen beobachten können.

Meist liegen die Ammonitengehäuse mit einer Breitseite im Schlamm; mitunter sind sie jedoch mit ihrer schmalen Ventralseite im Schlamm stecken geblieben. In solchen Fällen fehlt in der Regel der obere, frei aus dem Schlamme hervorragende Teil des

Gehäuses, der, wie ROTHPLETZ hervorhob, bei den zartschaligen Perisphinctes-Arten der Plattenkalke besonders leicht zerstört werden konnte. Bei mehreren, mit der Breitseite auf den Platten liegenden Ammonitengehäusen ist jedoch unmittelbar neben diesen auch ein Abdruck ihrer Schmalseite sichtbar (Fig. 393, 394); dies beweist, daß die Gehäuse zuerst senkrecht auf der Oberfläche des Schlammes standen, aber später umfielen und in dieser Stellung nebst dem daneben befindlichen Abdruck ihrer Ventralseite von einer neuen Schlammschichte überdeckt wurden.



Fig. 392. Oppelia steraspis, Oppel, aus dem lithographischen Schiefer von Solnhofen in Bayern, mit Brut im hinteren Teile der Wohnkammer. Von den jungen Tieren sind ungefähr 60 gleich große Aptychenpaare erhalten. Auch die daneben sichtbaren kleinen Spiralen haben sämtlich (es sind vier solcher Spiralen deutlich zu beobachten) die gleiche Größe (1,5 mm) und es liegt hier somit ein ganz anderer Fall vor als bei den im Inneren der Wohnkammer eines Harpoceras lythense zu beobachtenden kleinen Ammoniten, die (vgl. Fig. 444) von verschiedener Größe sind und an den verwesenden Weichteilen des großen Ammoniten gefressen haben dürften. — Original im Museum zu Breslau. (Nach R. MICHAEL.)

Die Anwesenheit eines Ammonitengehäuses an einer noch von einer Schicht bedeckten Stelle kann man sehr häufig an der Fundstelle durch eine Anschwellung auf der Oberseite der oberen Platte erkennen, auf deren Unterseite das Fossil liegt. Zuweilen fehlt aber diese Anschwellung und an ihrer Stelle findet sich in der Regel eine kreisförmige, von einem Ringwall umschlossene Grube.

Die Entstehung dieser Anschwellungen und Gruben ist von A. ROTHPLETZ sehr genau untersucht und klargelegt worden.

Wenn ein Ammonitentier samt dem Gehäuse in die Lagune geschwemmt wurde und auf dem Schlamm liegen blieb, so sanken diese Leichen in den Schlamm, soferne er nicht zu zähflüssig war, etwas ein. Wurde nun über das Tier eine Schlammschichte ausgebreitet, so mußte sich der Auftrieb der Luftkammern und der Verwesungsgase in der Wohnkammer geltend machen; es bildete sich daher über der auf der Unterseite der Schlammschichte liegenden Ammonitenleiche und auch über einem leeren, nur in den Luftkammern mit

Gas gefülltem Gehäuse eine domförmige, auf der Oberseite der Deckschichte sichtbare Anschwellung.

Da aber das Gehäuse fest auf der unter ihm befindlichen Schlammschichte haftete, so mußte der Schlamm von dem gaserfüllten, auftreibenden Gehäuse mitgezogen werden. Unter der Schichte, auf deren Oberseite der Ammonit lag, mußte daher ein Hohlraum entstehen; in diesen konnte von den Seiten her Schlamm eindringen, um den Massendefekt auszugleichen.

In der Tat zeigen verschiedene Exemplare nicht nur die Aufwölbung der beiden, den Ammoniten einschließenden Schichten, sondern auch eine sockelartige Erhöhung, auf welcher das später vom Drucke der auflagernden Gesteinsschichten plattgedrückte Gehäuse liegt. Dies spricht mit aller Entschiedenheit dafür, daß diese später zu „Flinzen" erhärteten Schlammlagen der Plattenkalke einen gewissen Zeitraum hindurch einen ziemlich hohen Grad von Plastizität bewahrt haben müssen. Auch ein Exemplar von Oppelia steraspis aus Kelheim (im pal. Institut der Wiener Universität) beweist, daß der Kalkschlamm längere Zeit hindurch eine teigartige Beschaffenheit beibehalten haben muß; das Gehäuse ist in den Schlamm eingesunken und rings von einem Wulst aufgequollenen Schlammes umgeben, der zur Zeit der Einbettung des Ammoniten jedenfalls ziemlich dünnflüssig gewesen ist; auf der Unterseite der Platte ist eine unregelmäßig umgrenzte Grube sichtbar, die durch den Auftrieb des Gehäuses entstanden ist, wobei der Sockel des Ammoniten mit in die Höhe gehoben wurde.

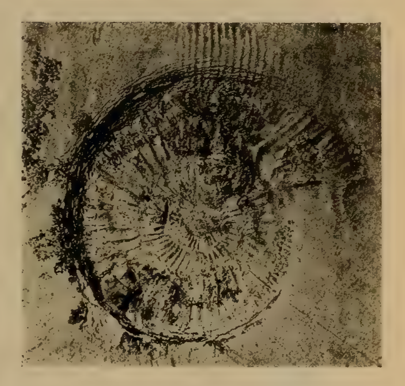


Fig. 393. Perisphinctes Rüppellianus, Quenstedt, aus dem lithographischen Schiefer des Altmühlgebietes Bayerns, in $^{5}/_{18}$ der natürlichen Größe. Am linken unteren Teile und am rechten oberen des Gehäuseabdruckes sind Schalen einer kleinen Austern(?)art sichtbar. Am oberen Rande des Gehäuseabdruckes des Ammoniten sieht man den Eindruck, den das strandende Gehäuse in dem weichen Kalkschlamm hervorbrachte, bevor die Schale umfiel und auf die Seite zu liegen kam. (Nach A. ROTHPLETZ.)

Unter den Ammoniten der Solnhofener Plattenkalke treten auch Formen auf, deren dickbauchige Gehäuse mit Lateralstacheln besetzt sind. Diese stachelbewehrten Gehäuse stecken häufig aufrecht im Gestein.

Nun besitzt ein Gehäuse von Aspidoceras eine Höhe von etwa 5 cm. Wenn das Gehäuse einmal festsaß und außerdem durch die

Stacheln im Schlamm festgehalten wurde, so mußte, da die Dicke einer Flinzschichte in der Regel 2,5 cm beträgt (weshalb die Steinbruchsarbeiter bei Eichstätt die verschiedenen Lagen z. B. als die ‚Schönzöllige", Dreckigzöllige", „Anderthalbzöllige", „Siebenviertelzöllige" bezeichnen), der obere Teil des eingebetteten Gehäuses so lange frei über das Niveau der Schlammschichte vorstehen, bis eine neue Schlammschichte das Gehäuse umhüllte und vor weiterer Zerstörung schützte. Schon aus dieser Erwägung ergibt sich der zwingende Schluß, daß zwischen der Bildung zweier zu „Flinzen" erhärteten Kalkschlamm-



Fig. 394. Abdruck einer auf der Seite liegenden Schale eines Ammoniten (Perisphinctes spec.) aus den Solnhofener Schiefern. Die Schale stand zuerst, als das Gehäuse eingeschwemmt wurde, senkrecht zur Schlammfläche der Lagune und brachte einen Eindruck auf dieselbe hervor; als das Wasser sank, fiel es auf die Seite. $^1/_2$ natürliche Größe. (Nach A. ROTHPLETZ.)

lagen unmöglich viele Jahre vergangen sein können, weil sonst der frei über die Schlammfläche hervorstehende Teil des Gehäuses längst zerstört worden wäre.

Auch verschiedene andere Gründe sprechen dafür, daß die Anhäufung der Plattenkalke im Gebiete des Altmühlflußes verhältnismäßig sehr rasch erfolgt sein muß. Unter diesen ist an erster Stelle die Tatsache anzuführen, daß die Reptilien, Fische, Krebse, Insekten, Quallen, Tintenfische, usw. keinesfalls lange Zeit hindurch dem Sonnenbrand auf der trocken gelegten Schlammfläche der Rifflagune ausgesetzt gewesen sein konnten, da sich sonst die Folgen

der Verwesung oder der Schrumpfung in der Sonnenhitze viel stärker bemerkbar gemacht und zu einer raschen Zerstörung der Tierleichen geführt hätten. Freilich finden wir an Küstenstrichen in niederen Breiten zuweilen die vom Meere an den Strand geworfenen Tierleichen gedörrt und mumifiziert und dies ist z. B. von J. WALTHER auch bei den Leichen von Quallen am Ufer des Roten Meeres beobachtet worden, die zu durchsichtigen, gelatinösen Körpern getrocknet waren; lange Zeit hindurch kann sich jedoch eine solche gedörrte Tierleiche keinesfalls in freiliegendem Zustande erhalten. Die Umhüllung der Leichen und ihre Bedeckung mit Schlamm muß also relativ rasch nach ihrer Einschwemmung in die Rifflagunen und ihrer Austrocknung in der Sonnenglut erfolgt sein.

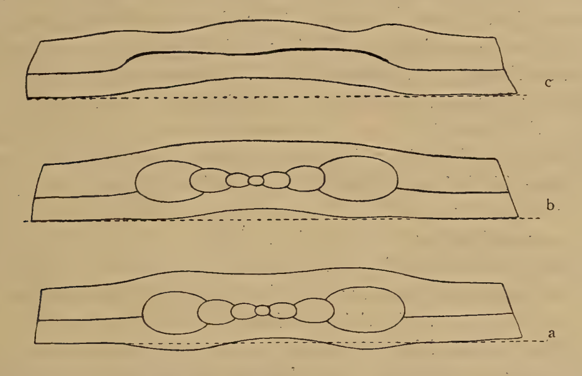


Fig. 395. Schematische Darstellung der Einbettung eines Ammoniten in den Kalkschlamm, der später zum lithographischen Schiefer erhärtete. Das Gehäuse sinkt, wie Fig. a zeigt, etwas in den Schlamm ein, wird von einer neuen Schlammschichte zugedeckt und infolge der Verwesungsgase sowie des Auftriebs der Gaskammern in die Höhe gehoben (Fig. b), wobei die untere Schlammschichte mitgezogen wird. Endlich, bei zunehmender Belastung durch neue Schlammschichten, wird das Gehäuse zwar ganz plattgedrückt (Fig. c), aber die ehemalige Aufblähung des Schlammes ist noch zu erkennen. Schema von A. ROTHPLETZ, 1909, auf Grund einer im Münchener Museum befindlichen Originalplatte entworfen.

Es liegt nahe, bei dem raschen Wechsel von Überflutung und Trockenlegung des Bodens der Rifflagunen des Solnhofener Gebietes an die Erscheinungen der normalen Gezeiten zu denken. J. WALTHER hat diese Möglichkeit abgelehnt, da er es für ausgeschlossen hielt, daß die 250 Flinzlagen in 125 Tagen gebildet worden sein könnten. A. ROTHPLETZ nahm an, daß die Sedimentbildung in den Lagunen von Solnhofen zwar sehr rasch, aber doch nicht im Anschluß an den normalen Gezeitenwechsel erfolgte und daß sich in wenigen Tagen höchstens eine Schichte von einigen Millimetern bilden konnte, so daß zur Ablagerung einer Schichte von 5 cm Stärke der Zeitraum von einem Jahre erforderlich gewesen

sei. Unter Zugrundelegung dieser Voraussetzung kämen wir zu dem Schlusse, daß der bei Solnhofen im Maximum 25 m mächtige Schieferkomplex in einem Zeitraum von 500 Jahren abgelagert worden sei. ROTHPLETZ wendet jedoch selbst gegen diese Ziffer ein, daß die vorzügliche Erhaltung der Weichteile so vieler Tierreste dagegen spricht, daß der jährliche Zuwachs nur 5 cm betrug; er nimmt daher, ziemlich willkürlich, das Doppelte dieses Betrages an und gelangt somit zu dem Ergebnisse, daß die Ausfüllung der Rifflagunen des Solnhofener Gebietes in 250 Jahren vollzogen gewesen sei.

J. WALTHER (5) hat die Vermutung ausgesprochen, daß nur besonders hohe Fluten und der Wasserstau bei langandauernden Stürmen dem Meere erlaubten, über den Gürtel der Saumriffe in die Lagune einzudringen und die mit halbtrockenem Kalkschlamm bedeckte Fläche zu überschwemmen. Daraus würde sich aber die Folgerung ergeben, daß die mit Tierleichen bedeckte und trockengelegte Schlammfläche der Lagune während des ganzen Zeitraumes zwischen zwei derartigen besonders hohen Fluten trocken lag. Es liegt nahe, hierbei an Springfluten zu denken, die bei den Syzygien aufzutreten pflegen und somit durch den Zeitraum e i n e s M o n d m o n a t s voneinander getrennt sind. Daraus würde sich weiter die Folgerung ergeben, daß unter der Voraussetzung der gleichen Verhältnisse, wie sie heute für die Gezeiten und ihr Maximum und Minimum bestehen, die Schlammfläche der Rifflagunen von Solnhofen ein M o n a t h i n d u r c h trocken lag und daß somit die Ausfüllung der Rifflagunen des Altmühlgebietes mit Kalkschlamm 250 Monate oder fast 21 Jahre beansprucht hat.

Der schon erörterte treffliche Erhaltungszustand der in den Plattenkalken eingeschlossenen Tierleichen spricht aber ganz entschieden dagegen, daß diese ein ganzes Monat hindurch der Verwesung und Einschrumpfung in der Sonnenglut ausgesetzt gewesen sein können. Vor allem ist es auffallend, daß sich fast nirgends auf den Schichtflächen der Plattenkalke Trockenrisse finden, die doch unbedingt bei einem ein Monat lang der Austrocknung ausgesetzt gewesenen Lagunenboden hätten auftreten müssen. Nur bei Eichstätt sind von O. CH. MARSH Austrocknungsrisse auf Schichtflächen gesehen worden (14). Auch der vorzügliche Kenner der Plattenkalke und ihrer Fauna, Professor J. SCHWERTSCHLAGER am Lyzeum in Eichstätt, hat nur sehr selten Trockenrisse auf den Schichtflächen beobachten können (11). Vielleicht mögen manche dieser Risse in ähnlicher Weise wie die Radialspalten auf der im paläobiologischen Institut der Universität Wien befindlichen großen Platte mit dem herrlich erhaltenen Exemplar von Trachyteuthis zu

erklären sein, nämlich als Sprünge infolge der Aufblähung und Sprengung des erhärtenden Schlammes durch Gase, die ihren Weg nach oben suchten.

Wenn wir uns vor Augen halten, daß der Erhaltungszustand der Mehrzahl aller Fossilreste der Plattenkalke uns die Annahme verbietet, daß die Leichen längere Zeit, also etwa ein Monat lang, der Sonnenglut ausgesetzt gewesen sind, so fällt damit die Hypothese, daß die Ablagerung der zu den dicken Schichten, den sogenannten „Flinzen" erhärteten Schlammschichten nur je einmal im Monate gelegentlich der Syzygien erfolgt ist. Die Überdeckung der Reste mit einer hermetischen Gesteinsschichte, die gleichzeitig aseptisch wirkte, muß in einer viel kürzeren Zeit als vor Ablauf eines Monates erfolgt sein.

Um in dieser Frage zu einer befriedigenden Antwort zu gelangen, ist es notwendig, sich klar zu machen, wie denn eigentlich die verschiedenen Schichten im Bereiche der Plattenkalke zusammengesetzt sind.

Die Plattenkalke des Altmühlgebietes sind durch eine außerordentlich regelmäßige, ebenflächige Schichtung gekennzeichnet, auf der ja auch neben der feinkörnigen Struktur und der chemischen Zusammensetzung die technische Verwendbarkeit beruht. Die Zwischenschichten bestehen aus dünnen, tonigen Lagen, den sogenannten „Fäulen", wie sie von den Steinbruchsarbeitern genannt werden, die für die verschiedenen Kalkschieferschichten, die als „Flinze" bezeichnet zu werden pflegen, gleichfalls bestimmte Benennungen in Anwendung haben. So werden bei Eichstätt vom liegenden Gestein, dem „Liegenden" aus, nach oben zu eine große Zahl von Flinzen mit eigenen Namen unterschieden, unter denen die meisten in Beziehung zu der meist um den Betrag eines Zolles schwankenden Dicke einer solchen Schichte stehen. Da begegnen wir Namen wie: der „Doppelte", die „Dripflinze", der „Dreckigzöllige", der „Schönzöllige", der „Siebenviertelzöllige", der „Anderthalbzöllige", der „Vierfache" usw., Namen, die uns andeuten, daß die Mächtigkeit der verschiedenen „Flinze" mehr weniger um den Betrag von $2^1/_2$ cm schwankt. Das ist eine gewiß auffallende Erscheinung, die uns den Gedanken nahelegen muß, daß wir es hier mit verhältnismäßig regelmäßigen Ablagerungsvorgängen zu tun haben, die nur durch die tonigen Zwischenlagen unterbrochen erscheinen. Die Dicke der einzelnen Schichten schwankt übrigens nicht nur in den einzelnen Brüchen sehr bedeutend, sondern sie ist auch an den verschiedenen Aufschlüssen sehr verschieden; sie ist beispielsweise am Blumenberg bei Eichstätt schwächer als bei Wörkerszell und am Wintershof bei Eichstätt, und während wir

bei Solnhofen „Flinze“ antreffen, die 10, ja sogar bis 24 cm stark sind, sinkt die Mächtigkeit an anderen Fundstellen bis auf wenige Millimeter herab, ja es gibt sogar papierdünne Lagen, die von Fäulen getrennt sein können.

Es wird, wie es scheint, häufig übersehen, daß auch die dicken Flinze bei genauerer Betrachtung sich als aus mehreren dünnen Schieferlagen, die fest miteinander verbunden sind, aufgebaut erweisen. So besteht die mehrfach erwähnte Platte mit dem Trachyteuthis aus neun dünnen Kalkschieferlagen, die sich aber nicht mehr abspalten lassen; alle zusammen bilden den scheinbar „kernfesten“ Flinz. Auf diese Erscheinung hat besonders SCHWERTSCHLAGER in seiner lehrreichen Studie (11) hingewiesen und hat eine Erklärung für sie zu geben versucht. Das Gestein, aus dem ein „Flinz“ besteht, ist, wie wiederholte Untersuchungen ergeben haben, zum überwiegenden Teile (95—96%) kohlensaurer Kalk und der Rest besteht aus Magnesiumkarbonat (1,52—1,04%), Ton (1,91—1,44%), Eisenkarbonat (0,143—0,197%), sowie geringen Mengen organischer Substanz, Kaliumoxyd, Natriumoxyd, Manganoxyd und Phosphorpentoxyd. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß die Substanz vorwiegend aus einem Aggregat ineinander verfilzter und verzahnter Kristalle aus Kalkspat besteht, so daß also nur äußerlich die Plattenkalke als dicht erscheinen, während sie in Wahrheit kryptokristallin sind. Nach den Untersuchungen PFAFFs hatten die Kristalle des von ihm untersuchten Solnhofener Schiefers einen Durchmesser von 0,006—0,02 mm. Zuweilen finden sich feine Fragmente von Molluskenschalen, Bryozoen, Korallen und andere Splitter beigemengt und zwar besitzen jene Schiefer, in denen diese Beimengungen stärker sind, eine geringere Festigkeit und Feinheit des Kornes.

Woher kommt nun das Gesteinsmaterial, aus dem die Plattenkalke und das Material, aus dem die tonigen „Fäulen“ bestehen?

MELCHIOR NEUMAYR hat in seiner klassischen „Erdgeschichte“ dieses Problem gestreift; er betont dort, daß es sehr auffallend ist, daß rein marine Kalke eine so regelmäßige Schieferung zeigen sollen und spricht die Ansicht aus, daß das Material vom festen Lande herbeigebracht worden sein müsse. NEUMAYR deutet die Möglichkeit an, daß der Absatz der Plattenkalke in Lagunen erfolgt sein könnte, ähnlich wie sie sich heute bei Barriereriffen finden.

Die Lagunentheorie ist später von J. WALTHER eingehender erörtert worden. Er kam zu dem Ergebnisse, daß sich die Plattenkalke und ihre Zwischenschichten in einem Gebiete bildeten, das wir als eine Strandlagune anzusprechen haben. Die Ablagerung

fand zu einer Zeit statt, in welcher alter Meeresgrund in Festland verwandelt wurde. Der reine Kalk, der die Flinze bildet, ist durch Übergänge mit tonreicheren Gesteinen verbunden.

Die von den geschieferten Kalken sehr verschiedenen Zwischenschichten, die tonigen „Fäulen", spricht WALTHER als ein Sediment terrigener, d. h. festländischer Herkunft an und ist der Meinung, daß es keinesfalls aufgewühlter Meeresschlamm ist, sondern festländischer Staub, der zu gewissen Zeiten in die Lagunen geweht wurde.

Die Plattenkalke selbst bestehen nach der Meinung WALTHERS nicht aus einem feinem Kalkschlamm, der durch die Wellen in die Lagunen geschwemmt wurde und hier zu den „Flinzen" erhärtete. Freilich gab der Korallenschlick, den die Fluten in die Lagunen schwemmten, das Material ab, aber die Ablagerung der Kalkschiefer ist nach seiner Ansicht im wesentlichen als ein chemischer Prozeß anzusehen. Dafür sprechen nach ihm vor allem die kristallinische Natur des Gesteins, dann aber auch die vielen Kalkspatausscheidungen, die wir ja auch früher erwähnt haben, als von den Spratzlöchern und Radialspalten auf der Trachyteuthisplatte die Rede war. Im wesentlichen waren es die tropischen Regengüsse, die von den Korallenriffen feinen Korallenschlick und bereits gelösten Kalk in die Lagune schwemmten, der bei einsetzender Verdunstung ausgefällt wurde und „die von der tonigen Fäule umhüllten Organismen durch den zarten Schnee feiner Kalkteilchen überschüttete" (5, p. 212).

Dieser Theorie ist ROTHPLETZ in seiner gedankenreichen Untersuchung entgegengetreten. Wenn, so führt ROTHPLETZ aus, die Annahme WALTHERS richtig ist, daß nur nach besonders hohen Fluten das Meer über die Riffe hinweg in die Lagunen eindringen konnte und in kurzer Zeit wieder ablief, weil der Boden der Lagune in Fluthöhe lag, so würden bei einer einmaligen Überschwemmung der Lagune 500 Millionen cbm Meereswasser zugeführt worden sein. Wenn aller Kalk, der darin gelöst war, sich als Karbonat hätte abscheiden lassen, dann hätte dies einen Niederschlag von 1 mm Höhe ergeben. „Ein solches Maximum konnte aber unter keinen Umständen eintreten, weil ja ein großer Teil des Wassers verhältnismäßig rasch wieder ablief und freie Kohlensäure nicht in genügender Menge vorhanden war, um in so kurzer Zeit allen Kalk zu fällen, auch den, welchen man gewöhnlich als an Schwefelsäure und Chlor gebunden sich vorstellt. In Wirklichkeit konnte also im besten Falle ein Kalkniederschlag von der Dicke eines kleinen Bruchteiles eines Millimeters entstehen. Nehmen wir weiter für jedes Jahr mehrere Überschwemmungen an, so wäre eine Niederschlagsmenge von 1 mm wohl möglich, aber das gäbe in 500 Jahren doch erst

eine Mächtigkeit von ½ m und die übrigen 24½ m wären dem Korallenschlick und Staub zuzuschreiben".

Nun könnte eingewendet werden, daß wir ja ganz gut anannehmen könnten, daß der jedesmalige Niederschlag ein sehr geringer, papierdünner war und daß eben die Bildung der Plattenkalke sehr lange gedauert haben müsse. Dieser Ausweg aus den Schwierigkeiten ist aber dem Verteidiger der angeführten Theorie abgeschnitten: haben wir doch gesehen, daß die Fossilisationsvorgänge mit zwingender Notwendigkeit die Annahme fordern, daß das Fossilwerden sehr rasch vor sich ging, daß die Trockenlegung sehr rasch erfolgte, daß das Lagunengebiet ein fast toter Lebensraum war, auf dem nur wenige Tiere wie Wasserwanzen und die langbeinige Chresmoda lebten und daß also nach einer anderen Erklärung gegriffen werden müsse, um das Phänomen der Bildung der oberbayrischen Plattenkalke zu erklären.

Es scheint, daß die Möglichkeit der festländischen Herkunft des Kalkes, aus dem die Solnhofener Schiefer fast ausschließlich bestehen, zu wenig in den Vordergrund der Diskussion gestellt worden ist. Freilich hat schon Neumayr, wie oben erwähnt wurde, angedeutet, daß der feine Kalkschlamm von einem benachbarten Lande herbeigebracht worden sein könnte und Walther hat gleichfalls an die Einwehung von Festlandsstaub in die Lagunen gedacht, hat aber hierbei das tonige Material der „Fäulen" und nicht den Kalkstaub der Schiefer im Auge gehabt.

Wiederholte Untersuchungen und Überlegungen, die ich in der Frage nach der Herkunft des Kalkmateriales der Solnhofener Schiefer angestellt habe, haben mich zu einer von den bisherigen Anschauungen abweichenden Ansicht geführt, die ich im Folgenden näher darzulegen versuchen will.

Wir müssen uns zunächst vor Augen halten, daß die Wellen, die vom offenen Meere aus in die Lagunen vordrangen, wenn sie lebende Tiere an den Strand warfen oder Leichen einschwemmten, sich außerordentlich rasch wieder verlaufen haben müssen. Über diesen Abschnitt der Geschichte der Plattenkalke besteht, soviel ich sehen kann, zwischen den verschiedenen Forschern, die sich mit diesem Problem beschäftigt haben, keine Meinungsverschiedenheit.

Es ist weiter als sicher anzunehmen, daß die auf dem Kalkschlamm ausgebreiteten Tierleichen in der Sonne ausdörrten, so wie das an einem Seichtufer unter einer tropischen Sonne der Fall sein muß. Dieses Ausdörren wie auf einer heißen Steinplatte hat in sehr vielen Fällen, so z. B. bei den Medusen von Pfalzpaint (Fig. 390) bei der vorzüglichen Konservierung der Reste sehr wesentlich mitgewirkt, da der Verwesungsprozeß dadurch verzögert oder sogar

ganz abgeschnitten werden kann. J. WALTHER hat eine am Ufer des Roten Meeres gemachte, sehr wichtige Beobachtung mitgeteilt,

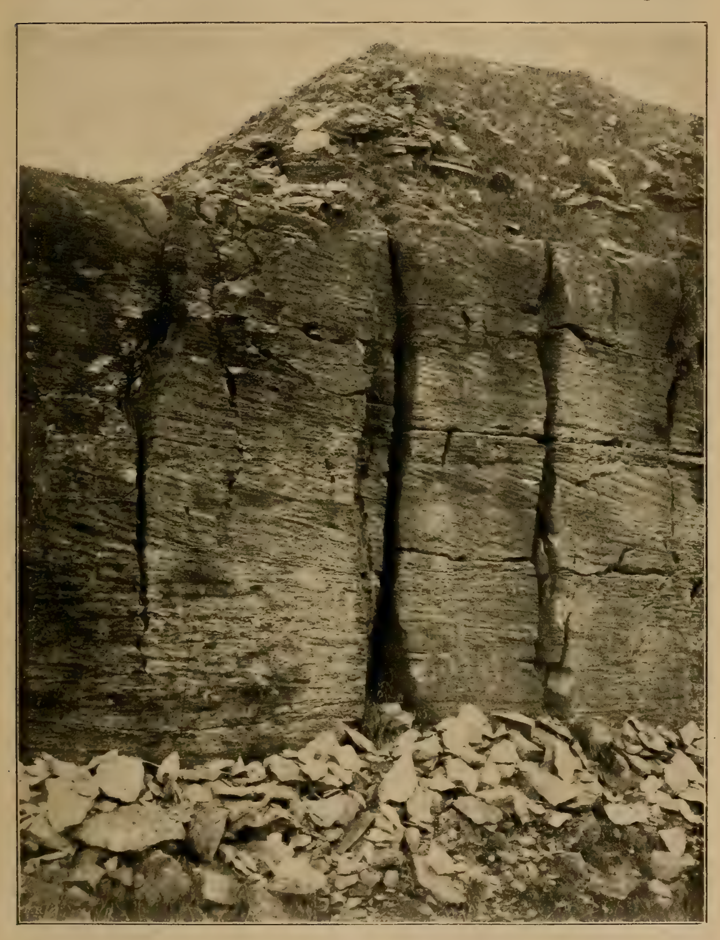


Fig. 396. Diagonalschichtung im oberjurassischen Korallensand („Oolith") von Schnaitheim, ein Beweis für die festländisch-äolische Entstehung des Gesteins. WALTHER vergleicht diese Schichten mit dem „Aeolian Rock" der Bermudasinseln, der verhärtete Kalksanddünen dieser küstenfernen Koralleninseln darstellt. (Nach J. WALTHER.)

nach der Hunderte von handtellergroßen Medusen am trocken gelegten Ebbestrande zu zarten, durchsichtigen Platten eingetrocknet waren. Ganz analoge Vorgänge werden wir auch für das Vor-

kommen der prächtig erhaltenen Medusen bei Pfalzpaint oder für die Libellen (Fig. 398) anzunehmen haben.

Trotz dieser Konservierung durch die Sonnenglut auf dem heißen Lagunenboden ist es ferner unbedingt notwendig, eine verhältnismäßig rasche Überdeckung der Schlammschichte, auf der die Tierleichen ausgestreut lagen, durch eine schützende Gesteinsschichte anzunehmen. Diese braucht ja nicht sehr dick, aber sie muß sehr dicht und fein gewesen sein, um den notwendigen hermetischen und aseptischen Abschluß zu bilden, ohne den ja doch die Fossilreste trotz des angenommenen Dörrungsprozesses in kurzer Zeit der Zerstörung anheim gefallen wären.

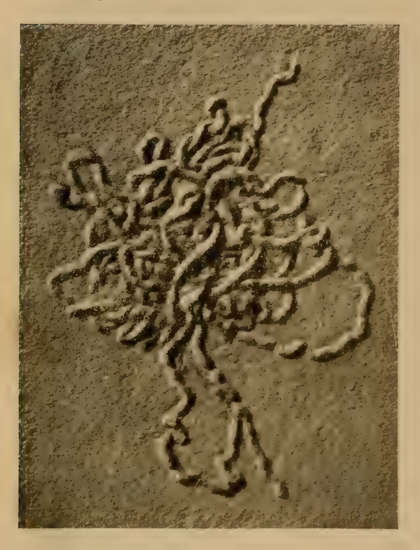


Fig. 397. Exkremente, wahrscheinlich von Fischen herrührend, unter dem Namen „Lumbricaria" bekannt, aus dem lithographischen Schiefer von Eichstätt in Bayern. $^{7}/_{10}$ der natürlichen Größe. Original im Paläobiologischen Lehrapparate der Wiener Universität.

Es handelt sich nun um die Entscheidung der Frage, ob diese schützende Schichte durch eine neuerliche Überflutung des Lagunenbodens zustande gekommen sein kann oder ob sie etwa auf andere Weise entstanden zu denken ist.

Wir werden versuchen müssen, uns die Umgebung der Lagunen aus den Anhaltspunkten, die uns die Aufschlüsse des Altmühlgebietes gestatten, so gut als möglich zu rekonstruieren, um vielleicht hieraus zu einer Lösung des Problems gelangen zu können.

Jedenfalls ist das Meer in der Umgebung der Lagunen, in denen sich die Plattenkalke ablagerten, sehr seicht gewesen. In solchen Gebieten bilden sich heute sehr häufig Sanddünen oder Staubdünen. Wenn wir uns die Frage vorlegen, ob für die Existenz solcher Dünen in diesem Gebiete während der Oberjurazeit Beweise vorliegen, so können wir dies bejahen. Derartige Dünen sind bei Schnaitheim mit ihrer bezeichnenden Diagonalschichtung vorzüglich erhalten und WALTHER hat dieselben in seiner Monographie abgebildet (Fig. 396). Genau solche Dünen finden sich auch auf den Bahamas- und Bermudasriffen, wie aus

den Beschreibungen von AL. AGASSIZ hervorgeht; sie steigen dort hoch aus dem Meere empor, wandern landeinwärts, begraben Wälder, Kulturen und Häuser und verhärten schließlich zu dem „Aeolian Rock", der auf den Bermudasinseln in Bausteinbrüchen abgebaut wird.

Es scheint mir nun, daß solche Dünenbildungen uns die Erklärung für die Herkunft des Kalkstaubes, der zu den Plattenkalken erhärtete, ganz ungezwungen an die Hand geben. So wie der seiner Hauptmasse nach tonige Löß von Winden verweht wird und sich stellenweise während der Eiszeit Europas und auch in außereuropäischen Gebieten in jenen Gegenden anhäufte, wo der feine

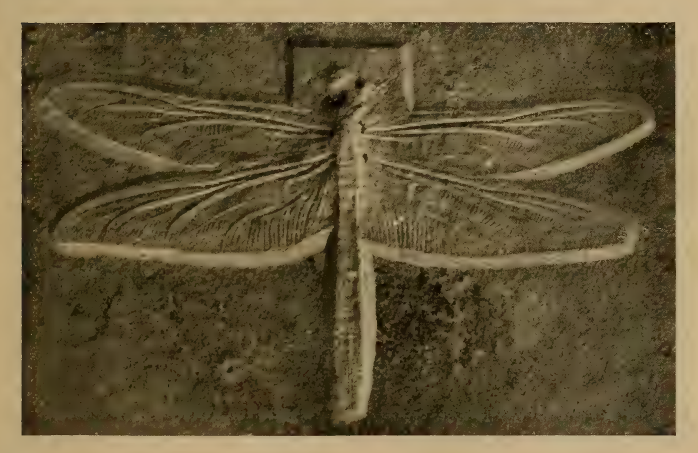


Fig. 398. Urogomphus giganteus, Germ., eine Libelle aus dem lithographischen Schiefer von Solnhofen in Bayern. Original im geologischen Institute der Wiener Universität. ca. $^1/_2$ der natürlichen Größe.

Hochwasserschlamm der großen eiszeitlichen Ströme über weite Inundationsgebiete ausgebreitet war und ein reiches Material für die Lößbildung lieferte, so muß sich auch in einem Gebiete, dessen Boden aus Kalkgesteinen bestand, und wo aus dem Meere Uferdünen herauswuchsen, die fast nur aus Korallensand bestanden, feines, zerriebenes Gesteinsmaterial in genügender Menge vorgefunden haben, das als feiner Staub weithin und somit auch in Lagunen verweht werden konnte. So ließe es sich leicht erklären, daß sehr bald nach der Trockenlegung des Lagunenbodens nach dem Rückzuge der Wellen eine dünne Staubschichte über die Fläche geweht wurde. Es ist durchaus nicht auszuschließen, daß durch Regengüsse, die auf die Fläche niederstürzten, chemische

Prozesse ausgelöst wurden, die zu einer kryptokristallinischen Struktur der Plattenkalke führten. Durch diese Annahme einer im wesentlichen äolischen Entstehung der Plattenkalke und nicht, wie bisher nach dem Vorschlage von WALTHER angenommen worden war, nur der tonigen „Fäulen", würden sich, wie es scheint, fast alle Schwierigkeiten, die der befriedigenden Erklärung des Plattenkalkproblems noch entgegenstanden, lösen lassen. Ich kann mich nicht mit der Ansicht befreunden, die J. SCHWERTSCHLAGER 1919 (11) ausgesprochen hat und die dahin geht, daß die feine Schieferung innerhalb der Flinze, die wir z. B. auch von der großen Trachyteuthisplatte, dem wertvollen Geschenk von Freiherrn JULIUS VON SCHWARZ an die Wiener Universität, erwähnt haben, durch den Schweredruck der überlagernden Schichten entstanden ist. So bestrickend diese Erklärung der dünnen Schieferung innerhalb der Flinze wäre, so läßt sie sich doch nicht verteidigen, weil die genaue Untersuchung des Verlaufes der Schieferung innerhalb der erwähnten Trachyteuthisplatte sehr klar zeigt, daß einzelne der dünnen Schichten (acht bis neun) nach der einen Seite hin auskeilen, also ganz genau dieselben Erscheinungen aufweisen wie die Flinze selbst, die sich zwar im allgemeinen auf weitere Erstreckung hin in gleicher Stärke entwickelt zeigen, aber doch gelegentlich schwächer oder dicker werden, ganz ebenso wie die feinen Schieferlagen innerhalb eines Flinzes.

Ob die Fäulen, wie WALTHER anzunehmen geneigt ist, eine festländische Bildung, richtiger eine solche festländischen Ursprungs darstellen, oder ob sie nicht eher als tonige Einschwemmungen vom offenen Meere oder von in der Nähe in das Meer einmündenden Flüssen herstammen, möchte ich einstweilen unentschieden lassen. Am wichtigsten erscheint mir die Lösung des Problems von der Herkunft des die Plattenkalke bildenden Gesteinsmateriales, das, wie ROTHPLETZ überzeugend dargelegt hat, kaum auf chemischem Wege aus dem Meerwasser ausgefällt worden sein konnte. Und es scheint mir, daß durch die Annahme der äolischen Herkunft des später zu den Plattenkalken erhärteten feinen Kalkstaubes so manches seine Erklärung finden könnte, das bisher nicht recht mit der angenommenen marinen Natur des Plattenkalkmateriales stimmen wollte. Dazu gehören die, wenn auch sehr vereinzelt gefundenen roten Schichten der Plattenkalke, die, wie schon WALTHER zugegeben hat, ihre Rotfärbung der Einwehung festländischen Lateritstaubes verdanken. Leider ist es mir infolge der schlechten Witterungsverhältnisse nicht möglich gewesen, während meines Aufenthaltes in Eichstätt im Dezember 1919 diese Frage, wie ich es gewünscht hätte, zu klären, so daß die Fortsetzung dieser Untersuchungen einer späteren Zeit vorbehalten bleiben muß.

Aus dem Fragenkomplex, der mit der Entstehung der Solnhofener Schiefer zusammenhängt, soll aber noch ein Problem hier zur Erörterung kommen, das von allgemeinerem Interesse ist, das ist die Frage nach der Zeitdauer der ganzen Ablagerung.

Am eingehendsten hat sich A. ROTHPLETZ, wie wir schon früher besprochen haben, mit dieser Frage beschäftigt und ist zu außerordentlich beachtenswerten Ergebnissen gelangt.

Das Problem der Entstehung und der Zeitdauer der Ablagerung der Plattenkalke ist von einer Lösung deswegen noch weit entfernt, weil noch immer keine Einzeluntersuchungen über die Schichtprofile der verschiedenen Aufschlüsse vorliegen und die vorhandenen Daten nicht ausreichen, weitgehende Schlußfolgerungen aus ihnen abzuleiten. Trotzdem treten schon jetzt einige Tatsachen in den Vordergrund, die geeignet sind, auf dieses vielumstrittene Problem einiges Licht zu werfen.

Wir wissen, daß in der Gegenwart zu bestimmten Zeiten Schwärme von Planktontieren an den Küsten auftreten und dann wieder verschwinden. Dies ist z. B. in der Adria der Fall, wo die Medusenschwärme in einzelnen Buchten in ungeheuren Mengen zusammengetrieben werden. Nach I. C. CORI sind einmal so große Mengen von Lungenquallen im Golfe von Triest aufgetreten, daß auf den Quadratkilometer etwa 40 000 Exemplare kamen (15).

Diese Quallenschwärme treten im Golf von Triest saisonweise mit dem aus dem Süden kommenden Küstenstrom auf und erscheinen hier im Frühjahre, um nach kurzer Zeit wieder zu verschwinden. Im Sommer sind sie dagegen in der südlichen Adria auf hoher See anzutreffen; in gewissen Gebieten ist auch ihre passive Wanderung nach dem Norden der Adria beobachtet worden.

Es ist nun eine sehr auffallende Erscheinung, daß in dem Aufschlusse von Pfalzpaint, welcher fast allein die große Zahl von Medusenabdrücken liefert — jährlich etwa 20 Exemplare — die Medusen in drei scharf begrenzten Horizonten auftreten.

Der unterste Medusenhorizont von Pfalzpaint befindet sich in den tiefsten Lagen der dort aufgeschlossenen Plattenkalke. Etwa in halber Höhe des Aufschlusses treten zwei übereinanderliegende, nur durch eine 5 cm starke Wellenfurchenschichte getrennte Schichten auf, die zahlreiche Medusen führen; der oberste Medusenhorizont liegt in den hangendsten Schichten, unmittelbar unter dem Waldboden. Die beiden mittleren, nur durch eine dünne Schichte getrennten Medusenhorizonte sind wohl als einer aufzufassen, so daß wir im ganzen drei solcher Horizonte in Pfalzpaint zu unterscheiden haben.

Daß es sich bei den Anhäufungen von Medusen in gewissen Schichten des Pfalzpainter Aufschlusses um Einschwemmungen

planktonischer Tiere handelt, bedarf keiner eingehenderen Erörterung. Fraglich ist dagegen, ob es sich hier um periodisch erfolgte Einschwemmungen handelt, die, ebenso wie heute in der Adria, von jahreszeitlichen Strömungen abhängig waren.

Für die Vermutung, daß die nur in bestimmten Horizonten von Pfalzpaint auftretenden Medusen analogen Ursachen ihre Masseneinschwemmung verdanken, wie sie das schwarmweise Auftreten der Lungenquallen im Frühjahr im Triestiner Golfe bedingen, spricht aber noch ein anderer Umstand.

Bei Langenaltheim liegen die Skelette des kleinen, sprottengroßen Fisches Leptolepis sprattiformis nach J. WALTHER gleichfalls in mehreren Horizonten verteilt. Die großen Platten, die in den letzten Jahren häufiger in den Handel gekommen sind und auf denen die Exemplare paarweise nebeneinander zu liegen pflegen (Fig. 389), stellen den Todesort der in der Laichzeit paarweise die seichten Küstengewässer aufsuchenden Fische dar. Da die Laichzeit der Fische nicht regellos auftritt, sondern an jährliche Perioden gebunden ist, so liegt die Vermutung nahe, daß es sich auch hier um chronologisch weiter auseinanderliegende Zeiträume als Tage oder Wochen oder Monate handelt, und daß die z. B. bei Langenaltheim durch Zwischenschichten von etwa 10 m getrennten Leptolepishorizonte verschiedenen Jahren entsprechen. Ob bei Solnhofen und Mörnsheim die Leptolepisschwärme ganz regellos verteilt sind und keine bestimmten Horizonte einhalten, scheint mir einer neuerlichen Prüfung wert zu sein (16). Überhaupt ist das Problem der Entstehung der Plattenkalke keineswegs durch die bisherigen Forschungen allein zu lösen; es wäre sehr notwendig, die Untersuchungen mit noch größerer Genauigkeit fortzusetzen und selbst auf Einzelheiten zu achten, die bisher den Geologen entgangen sind. Schon aus der Tatsache des getrennten Vorkommens der Medusenhorizonte bei Pfalzpaint und der Leptolepishorizonte bei Langenaltheim läßt sich jedoch die Vermutung aussprechen, daß uns hier ein Mittel an die Hand gegeben sein dürfte, um das Problem der Ablagerungsdauer der Plattenkalke zu lösen. Schon jetzt darf man aber sagen, daß mindestens 3 Jahre zur Ablagerung der Plattenkalke von Pfalzpaint erforderlich gewesen sein müssen und daß unmöglich jede Flinzlage einer normalen Flut entspricht. Andererseits ist es aber bei dem vorzüglichen Erhaltungszustand der Fossilreste unmöglich, daß die Trockenlegung der Rifflagunen sehr lange Zeit angedauert hat. Nun ist es freilich ungemein schwer, sich darüber ein Urteil zu bilden, welche Zeit zur Bildung einer Flinzplatte nötig gewesen ist; lange kann diese aus dem Grunde nicht gedauert haben, weil es sonst schwer denkbar wäre, daß die über einem verwesenden

Reste gebildete Platte noch von den Verwesungsgasen aufgewölbt wurde, wie dies z. B. an den Ammoniten durch ROTHPLETZ festgestellt werden konnte und wie dies auch die Trachyteuthisplatte zeigt.



Fig. 399.

Die Besprechung der wichtigsten, mit dem Problem der Solnhofener Schiefer zusammenhängenden Fragen hat aber jedenfalls bewiesen, daß wir noch weit davon entfernt sind, ein bis in die letzten Einzelheiten zutreffendes Bild von den Vorgängen zu be-

sitzen, die sich in der oberen Jurazeit in dem heutigen Altmühlgebiete Bayerns abgespielt haben. Indessen gibt uns die in den Plattenkalken enthaltene Fauna einen so reichen Ausschnitt aus der

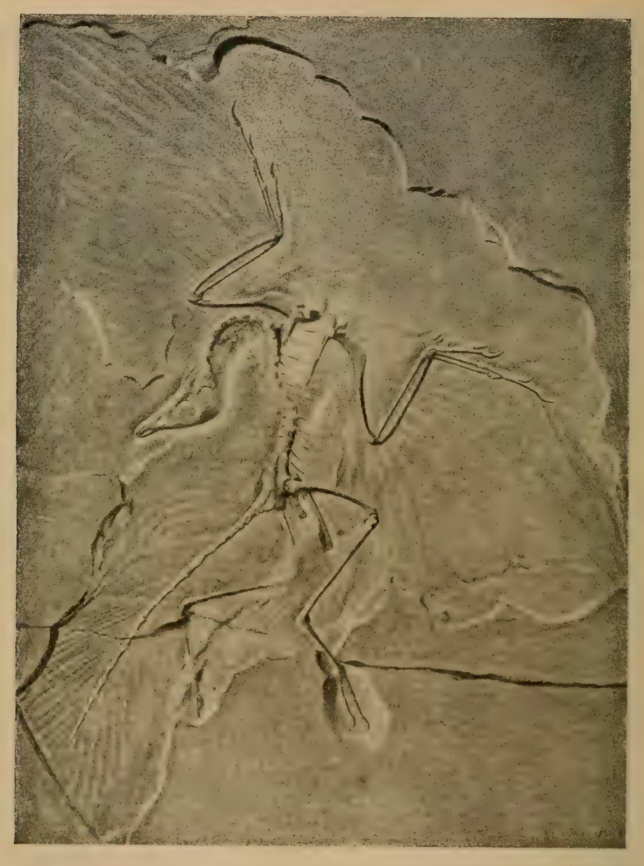


Fig. 400. Archaeopteryx Siemensi, Dames, aus dem obersten Jura (Tithon) von Eichstätt in Bayern. $^1/_8$ der natürlichen Größe. Original in Berlin. (Nach G. HEILMANN.)

Tierwelt der damaligen Zeit, daß wir immerhin einen Versuch machen dürfen, ein Lebensbild dieser Fauna zu rekonstruieren und wir wollen uns jetzt dieser Aufgabe zuwenden.

Von der Pflanzenwelt (17), die das Ufer des Seichtmeeres bewohnte, in dem sich dieses „Urweltarchiv“ bildete, wie die Plattenkalke samt ihrer Fauna und Flora genannt worden sind und die man auch einmal als ein „Bilderbuch“ aus der oberen Jurazeit bezeichnet hat, ist nur sehr wenig erhalten geblieben. Am nächsten dürften wir der Wahrscheinlichkeit kommen, wenn wir annehmen, daß Bestände von Araukarien das Landschaftsbild entscheidend beeinflußt haben, denn zu den häufigsten Pflanzenresten der Solnhofener Schiefer gehören Zweigstücke von Nadelhölzern, die verschiedenen Arten von Araukarien angehören. Eine der häufigsten Arten fällt durch die lang herabhängenden Zweige auf, die an eine Trauerweide erinnern (Brachyphyllum longiramosum), während andere Araukarien vielleicht ein Aussehen gehabt haben wie die chilenische Araucaria imbricata, so daß wir an südamerikanische Florenbilder erinnert werden, während Echinostrobus Sternbergi an die tasmanische Taxaceengattung Arthotaxis gemahnt. Palaeocyparis princeps scheint eine zypressenartige Type gewesen zu sein. Daneben sind Reste von Gingkoaceen (Baiera longifolia und Gingko flabellata) gefunden worden, denen sich vereinzelte Farne (Lomatopteris, Neuropteris, Sphenopteris, Odontopteris) anschließen, die uns freilich nur eine sehr ungenügende Vorstellung von dem Florenbilde zu geben vermögen, das zu dieser Zeit an den Ufern des Plattenkalkmeeres



Fig. 401. Archaeopteryx lithographica, Owen, aus den lithographischen Schiefern von Solnhofen in Bayern. (Original in London.) Ungefähr $^1/_6$ der natürlichen Größe. (Nach G. Heilmann.)

herrschte. In Daiting sind schilfartige Blätter gefunden worden, die von den Gattungen Algacites, Isoetes und Bilobites herrühren und das Vorkommen von Schilfdickichten in der Nähe dieser Fundstelle

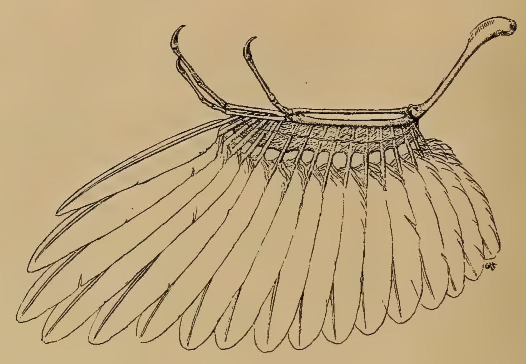


Fig. 402 A. Rekonstruktion des Flügels von Archaeopteryx. (Nach G. HEILMANN.

beweisen. Ob das von WALTHER beschriebene, bisher ungedeutete Fossil Anthonema problematicum, das in der Gegend von Pfalzpaint in größeren Mengen einzelne Schichtflächen der Schiefer bedeckt,

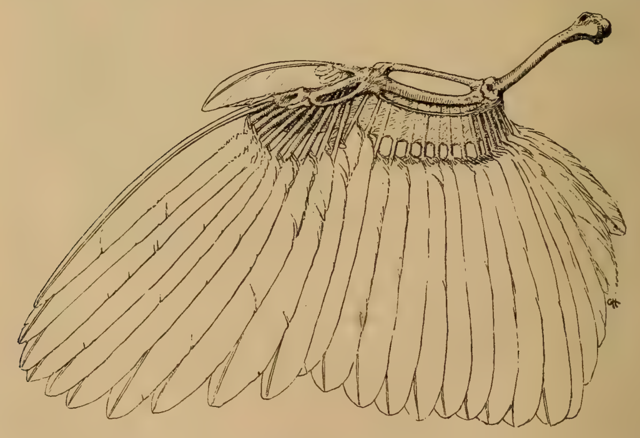


Fig. 402 B. Flügelskelett und Schwungfedern eines Fasans (Phasianus), zum Vergleiche mit dem Flügelskelett von Archaeopteryx. (Nach G. HEILMANN.)

nicht als ein Regen von Blüten zu deuten ist, der vom Winde in die Lagunen geweht wurde, bedarf noch der näheren Untersuchung.

Ist also auch die Zahl der fossilen Pflanzenreste aus den Plattenkalken sehr gering, so werden wir dafür durch die überaus

große Zahl von Tierresten entschädigt, die uns einen ungemein wertvollen Ausschnitt aus dem Tierleben der Oberjurazeit darstellen.



Fig. 403. Rekonstruktion des Lebensbildes von Archaeopteryx Siemensi, Dames, aus dem lithographischen Schiefer von Eichstätt in Bayern. (Nach G. HEILMANN.)

Die berühmtesten Reste der Solnhofener Fauna sind die beiden Exemplare des Urvogels oder Archaeopteryx (Fig. 400, 401).

Schon 1860 wurde im Kohlerschen Abschnitt des Solnhofener Gemeindesteinbruches die erste Vogelfeder gefunden; 1861 kam nahe dem Liegenden der Plattenkalke in 20 m Tiefe in dem jetzt ganz abgebauten Ottmannschen Abschnitte desselben Steinbruches das Skelett zum Vorschein, das 1863 um 600 £ nach London verkauft wurde. Vor Abschluß des Kaufes gestattete der Besitzer weder



Fig. 405. Fährte eines bipeden Dinosauriers, wahrscheinlich von Compsognathus longipes, aus den lithographischen Schiefern Bayerns. (Als Ichnium lithographicum beschrieben und früher als Fährte von Rhamphorhynchus und Archaeopteryx gedeutet.) — Verkleinert. (Nach A. OPPEL.)

eine Beschreibung noch Abbildung des Unikums; aber ALBERT OPPEL, der den Fund in Solnhofen besichtigen konnte, prägte sich die Form und Verteilung der Knochen und Federnabdrücke derart in das Gedächtnis ein, daß er nach seiner Rückkehr nach München eine überraschend getreue Zeichnung des Restes aus der Erinnerung entwerfen konnte. Dieses Dokument der hochgradig entwickelten Beobachtungsfähigkeit OPPELs wurde von A. WAGNER veröffentlicht. Erst 16 Jahre später (1877) entdeckte J. DÖRR in seinem Steinbruche an der Wegscheide bei Eichstätt das zweite Exemplar des Urvogels. W. DAMES wies nach, daß dieses um den Preis von 20000 Mark für die Berliner Universität erworbene Skelett einer anderen Art als das Londoner Exemplar angehört und benannte den Eichstätter Rest Archaeopteryx Siemensi, während der Solnhofener Rest als Archaeopteryx lithographica (H. v. MEYER) zu unterscheiden ist (18).



Fig. 404. Rekonstruktion des Kopfes von Archaeopteryx Siemensi, Dames, aus dem Tithon von Eichstätt in Bayern. Ungefähr natürliche Größe. (Nach G. HEILMANN.)

Die phylogenetische Bedeutung von Archaeopteryx als einer Zwischenform zwischen Vögeln und Reptilien ist wiederholt eingehend erörtert worden. Die Mehrzahl der morphologischen Merk-

male zwingt zur Einreihung des „Urvogels“ in die Klasse der Vögel, aber eine Reihe von anatomischen Eigentümlichkeiten beweist seine außerordentlich tiefe Entwicklungsstufe im Rahmen dieser Wirbeltierklasse. War es auch schon früher für den Morphologen zweifellos, daß die Vögel von Reptilien abzuleiten sind, so besitzen wir doch heute in den beiden Exemplaren des Urvogels unwiderlegliche Dokumente für diese früher nur auf Indizienbeweisen aufgebaute Verknüpfung zwischen Vögeln und Reptilien, und hierin liegt die große wissenschaftliche Bedeutung der beiden Funde. Freilich klafft noch immer zwischen Archaeopteryx und der nächstverwandten Gruppe der terrestrischen Reptilien des älteren Mesozoikums eine große Lücke und wenn es auch durch die vergleichenden Untersuchungen aus der letzten Zeit immer wahrscheinlicher geworden

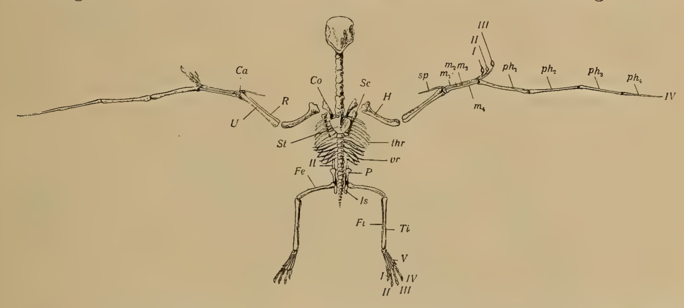


Fig. 406. Skelettrekonstruktion von Pterodactylus spectabilis, H. v. Meyer, aus dem Tithon von Eichstätt in Bayern, etwa $^3/_5$ der natürlichen Größe. (Nach O. ABEL, 1912.) *Ca* = Carpalknochen, *Co* = Coracoid, *Fe* = Femur, *Fi* = Fibula, *H* = Humerus, *Il* = Ilium, *Is* = Ischium, m_1—m_4 = Metacarpalia 1—4, *P* = Pubis, ph_1—ph_4 = Phalangen des Flugfingers, *R* = Radius, *Sc* = Scapula, *sp* = Spannknochen (Sesambein), *St* = Sternum, *thr* = Thorakalrippen, *Ti* = Tibia, *U* = Ulna, *vr* = Ventralrippen, *I*—*V* = 1.—4. Finger, 1.—5. Zehe.

ist, daß wir in den Pseudosuchiern der Triasformation die nächsten Verwandten von Archaeopteryx und den übrigen Vögeln zu erblicken haben, so sind wir doch über die Wege, die von den Pseudosuchiern zu den Vögeln führen, noch sehr wenig unterrichtet.

Unter den verschiedenen altertümlichen Zügen des Urvogels fesselt vor allem einer unsere Aufmerksamkeit: die Hand besteht aus drei freien, nicht von einer gemeinsamen Haut umhüllten, krallentragenden Fingern, die nach vorne gewendet und jedenfalls noch zum Greifen befähigt waren, wie dies G. HEILMANN in seiner vorzüglichen Rekonstruktion vor kurzem dargestellt hat. Schon bei den Kreidevögeln hat die Hand durchaus den Normaltypus der rezenten Vogelhand erreicht und wenn auch in einzelnen Fällen bei lebenden Vögeln die Finger wenigstens zum Teile bekrallt sind,

so stehen diese kümmerlichen Reste der ehemaligen Greifhand der Vogelahnen zweifellos weit abseits von der Hand des Urvogels, die noch ein ganz altertümliches, an ihre Reptilienahnen erinnerndes Gepräge aufweist (Fig. 402).

Ein zweites, stark auffallendes, altertümliches Merkmal von Archaeopteryx ist der lange Schwanz. Auf den ersten Blick erscheint dieses Merkmal nicht befremdlich, da ja auch bei manchen lebenden Vögeln, wie z. B. bei Fasanen, lange Schwanzfedern das Bild eines langen Schwanzes vortäuschen; bei diesen ist jedoch der Schwanzabschnitt der Wirbelsäule sehr kurz und die letzten Wirbel, welche die Ansatzstelle der Schwanzfedern bilden, sind zu einem einheitlichen

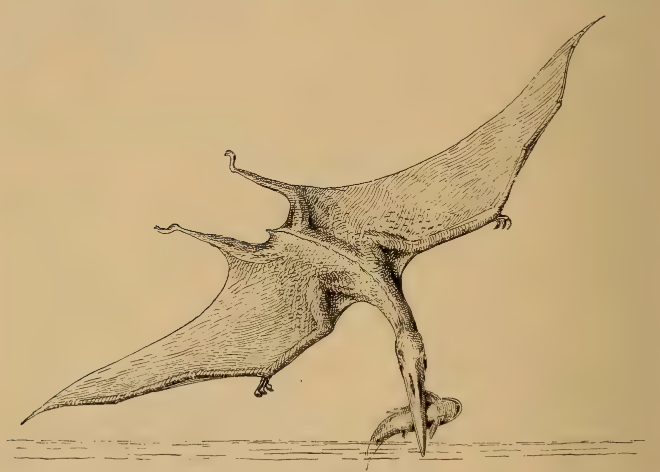


Fig. 407. Rekonstruktionsbild eines fliegenden Pterodactylus, an der Oberfläche des Meeres jagend. (Nach O. ABEL, 1919.)

Komplexe, dem Pygostyl, verschmolzen, das nur bei sehr primitiven Vögeln wie beim Kiwi oder beim afrikanischen Strauß (Struthio camelus) entweder ganz fehlt oder nur aus einigen wenigen Wirbeln besteht, während das Pygostyl bei allen übrigen Vögeln aus 6—10 Wirbeln zusammengesetzt ist, die bei den Embryonen noch getrennt sind. Bei Archaeopteryx entfallen dagegen nicht weniger als 20—21 völlig freie Wirbel auf den langen Schwanz, der zweizeilig befiedert war (Fig. 400, 401, 403).

Ein drittes altertümliches Merkmal ist das Vorhandensein zahlreicher, in Alveolen steckender Zähne in den Kiefern (Fig. 404), ein Erbe der Reptilienahnen, das auch noch bei den beiden Kreidevögeln Ichthyornis und Hesperornis, beide aus der Oberkreide von Kansas,

erhalten geblieben ist. Im Schädel sind weiters das Vorhandensein eines knöchernen Sklerotikalringes und einer geschlossenen Knochenspange zwischen der Präorbitalöffnung und Augenöffnung als altertümliche Züge zu erkennen.

Ein viertes Merkmal, das für die tiefe Entwicklungsstufe von Archaeopteryx im Rahmen der Vögel spricht, ist die im Vergleiche zu allen lebenden Vögeln lockere Verbindung der Brustwirbel und der Rippen. Die Brustwirbel gehen bei den rezenten Vögeln weitgehende Verschmelzungen ein und der Brustkorb erhält bei ihnen einen hohen Grad von Festigkeit durch das Auftreten von eigentümlichen Rippenfortsätzen, den Processus uncinati, die sich über



Fig. 408. Rekonstruktion des Lebensbildes von Rhamphorhynchus Gemmingi, H. v. Meyer, am Strande von Solnhofen in Bayern. Im Vordergrunde ein Exemplar in Ruhestellung, auf dem Sandstrande liegend. (Nach O. Abel, 1919.)

die nächstfolgende hintere Rippe legen. Bei Archaeopteryx fehlen diese Fortsätze und auch die Rückenwirbel sind jedenfalls sehr beweglich gewesen: Merkmale, die für die Beurteilung des Flugvermögens von Archaeopteryx schwer in die Wagschale fallen.

Das fünfte Merkmal, das Archaeopteryx von den lebenden Vögeln unterscheidet, ist die zweizeilige Befiederung des Unterschenkels. Dies, sowie die lockere Verbindung der Handschwingen mit dem Handskelett und andere Anzeichen sprechen dafür, daß Archaeopteryx ein noch sehr wenig entwickeltes Flugvermögen besessen hat und sich vorwiegend durch Fallschirmflug von Baum zu Baum, seltener durch schwerfälligen Flatterflug bewegte. Alles

in allem ist sonach Archaeopteryx als ein Typus anzusehen, der mit bereits ausgesprochenen Vogelmerkmalen noch eine ganze Reihe altertümlicher Erbstücke aus der Reptilienstufe der Vogelgeschichte verbindet.

Es liegt kein Grund für die Annahme vor, daß Archaeopteryx sich außerhalb der Wälder, die ihm zur Heimat gedient zu haben scheinen, aufgehalten hat und sogar im Bereiche der Lagunen, wie es WALTHER annahm, auf Beute ausging. Beide bisher bekannten Exemplare von Archaeopteryx, sowohl das Londoner wie das Berliner, zeigen deutliche Spuren einer Verwesung, die schon vor der Einbettung in die Schiefer eingesetzt haben muß und zwar hatte die Verwesung das Londoner Exemplar bereits sehr stark angegriffen, während sie bei dem Berliner Exemplar noch nicht weit vorgeschritten



Fig. 409. Rekonstruktion von Rhamphorhynchus Gemmingi, H. v. Mey., aus den lithographischen Schiefern Bayerns, etwa in $^1/_9$ der natürlichen Größe, von der Dorsalseite gesehen. (Nach O. ABEL, 1920.)

war. Jedenfalls ist es durchaus unrichtig, daß aus der Stellung von Archaeopteryx Siemensi ein Schluß auf einen Todeskampf des Tieres abgeleitet werden könnte. Auch die schon von OPPEL auf Archaeopteryx bezogenen Fährten (Ichnium lithographicum), die, wie wir gesehen haben (S. 459), anders zu deuten sind (Fig. 405), können nicht mehr als Beweis dafür ins Treffen geführt werden, daß Archaeopteryx auf den Schlammflächen der Lagunen herumhüpfte. Die Nahrung des Urvogels von Solnhofen und Eichstätt, richtiger der beiden Arten dieser Gattung, hat wohl hauptsächlich aus Früchten und Beeren, nicht aber aus den gestrandeten Tieren bestanden, die das eine oder das andere Raubtier oder Aasfresser auf das gefährliche Gebiet der Lagunen lockten. Freilich mögen auch Insekten oder Würmer von Archaeopteryx nicht verschmäht worden sein, doch sind wir heute noch nicht imstande, hierüber ein bestimmtes Urteil

abgeben zu können. Ein Raubvogel nach der Art unserer Tagraubvögel ist Archaeopteryx gewiß nicht gewesen; dagegen sprechen neben der Zartheit seiner Kiefer auch deren Form und die Kleinheit der Zähne.

Mit den beiden Archaeopteryxarten, von denen die Solnhofener Art die größere ist und beinahe Rabengröße erreichte, während die Eichstätter Art in ihrer Größe etwa einer Taube gleichkommt, ist jedoch die Flugtierwelt der Solnhofener Koralleninseln nicht erschöpft. Den beiden vereinzelten Funden des Urvogels steht eine reiche Fundliste fliegender Reptilien aus den beiden Stämmen der Pterodactyloidea und der Rhamphorhynchoidea gegenüber. Die



Fig. 410. Rhamphorhynchus Gemmingi, H. von Meyer, aus dem lithographischen Schiefer Bayerns. Obwohl das Exemplar in stark verwestem Zustande in die Lagune eingeschwemmt wurde, so ist doch der Abdruck der Flughaut deutlich erhalten, nur ist dieselbe am Vorderende des einen Flugfingers abgelöst und erscheint verkürzt.
(Nach einer von Prof. Dr. L. von Ammon zur Verfügung gestellten Photographie.)

Reste der Flugsaurier aus den Plattenkalken sind in den Museen der ganzen Welt zerstreut; ihre Zahl ist nicht genau bekannt, da viele gute Stücke in kleineren Museen und Privatsammlungen begraben sind, dürfte aber schätzungsweise ungefähr 100 betragen. Bis jetzt sind etwa 30 Arten unterschieden worden, deren Mehrzahl — 22 — der Gattung Pterodactylus angehört. Die reichste Sammlung der Solnhofener Pterosaurier befindet sich im Museum des bayrischen Staates in München.

Die Vertreter der ersten Gruppe der Flugsaurier sind durch die Gattung Pterodactylus (Fig. 406, 407) gekennzeichnet und gehören dem geschlossenen Stamme der Pterodactyloidea an. Ihr Skelettbau ist in den Grundzügen gut bekannt; es waren Flugtiere, die in ihrem Gesamthabitus den Fledermäusen geglichen haben

dürften und sich ebenso wie diese durch aktive Flügelschläge, also flatternd, bewegt haben.

Der Schwanz der Pterodactylen (Fig. 406) ist immer kurz und spielt als Stütze der Flughaut ebensowenig eine wesentliche Rolle wie bei den Fledermäusen. Der Flugapparat besteht aus einer Hautduplikatur, die sich zwischen dem enorm verlängerten vierten Finger und den Körperflanken ausspannt; der fünfte Finger fehlt, die drei vorderen sind zwar klein, tragen aber scharfe und große Krallen und haben allem Anscheine nach als Aufhängeapparate an Baumrinden und Ästen oder in Felsspalten gedient.

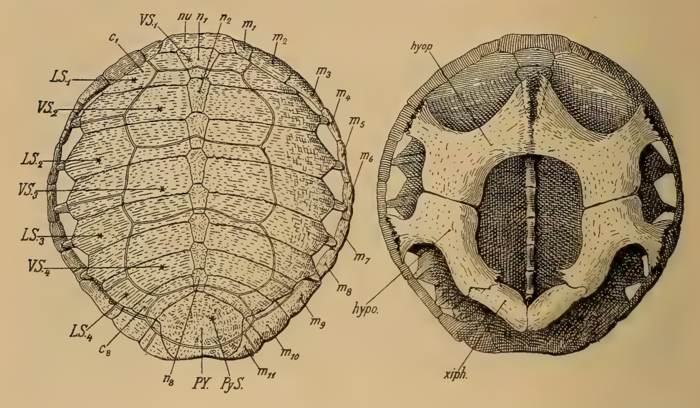


Fig. 411. Thalassemys marina, E. Fraas, eine Seeschildkröte aus dem weißen Jura Schwabens. Links: Rückenschild (Carapax) von oben. Rechts: Bauchschild (Plastron), unter diesem der dunkel gehaltene Rückenschild, von der Bauchseite gesehen. Die Grenzen zwischen den Skelettelementen sind durch einfache, die zwischen den den Rückenschild bedeckenden Hornschildern (Scuta) durch doppelte Linien bezeichnet. Auf der rechten Seite des Rückenschildes sind diese Grenzen zum Teil weggelassen. Die Lage der Hornschilder ist durch einen * bezeichnet.

Knochenschilder: *nu* = Nuchalplatte (Nackenplatte), *PY* = Pygalplatte, n_1—n_8 = Neuralplatten, c_1—c_8 = Costalplatten (Rippen), m_1—m_{11} = Marginalplatten (Randplatten), *hyop* = Hyoplastron, *hypo* = Hypoplastron, *xiph* = Xiphiplastron. — Hornschilder: VS_1—VS_4 = Vertebralscutum, 1—4, LS_1—LS_4 = Lateralscutum, 1—4, *PyS* = Pygalscutum. (Stark verkleinert. Nach E. Fraas.)

Vom Handgelenk aus erstreckt sich eine knöcherne, dünne Spange als Spreize des Hautsaumes zwischen Arm und Hals schräge gegen den Hals hin; es war also zweifellos bei Pterodactylus eine Hautduplikatur vorhanden, die dem Propatagium der Fallschirmsäugetiere entspricht, während die Hautduplikatur zwischen dem Flugfinger und dem Rumpf als Plagiopatagium zu bezeichnen ist. Ein Uropatagium scheint jedoch den Pterodactylen gefehlt zu haben.

Das bezeichnendste Merkmal des Skelettes von Pterodactylus ist neben der hochgradig spezialisierten Hand mit dem enormen

Flugfinger der außerordentlich kräftig gebaute Hals. Den sieben riesigen Halswirbeln, deren Achse mit der Schädelachse einen rechten Winkel bildet, schließt sich der aus etwa 14 Wirbeln bestehende Brustabschnitt der Wirbelsäule an, der im Vergleiche zum Halse geradezu als verkümmert zu bezeichnen ist.

Das Gebiß der Pterodactylusarten, deren überwiegende Mehrzahl in den Plattenkalken gefunden worden ist, wurde früher als das Fanggebiß von Insektenjägern gedeutet. Ich habe vor einigen Jahren den Nachweis zu führen versucht, daß wir mit dieser Vorstellung brechen müssen und die Pterodactylen ebensowohl wie die Rhamphorhynchoidea als Fischjäger anzusehen haben, die nach Art der Möwen die Riffe umflatterten und sich aus den Wogen ihre Beute holten, die ihnen in überreichem Maße in den Leptolepis-Schwärmen und anderen Kleinfischen der Solnhofener Gewässer zur Verfügung stand (19).

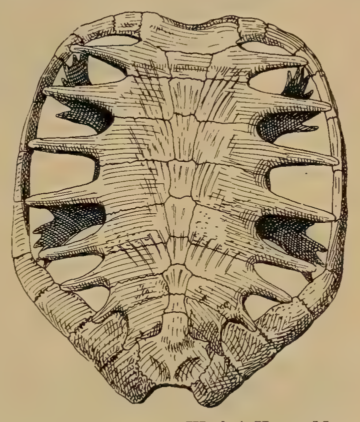


Fig. 412. Eurysternum Wagleri, H. von Meyer, eine Seeschildkröte aus dem lithographischen Schiefer Bayerns. (Kelheim, Eichstätt, Solnhofen, Zandt). Die wesentliche Grundlage der Rekonstruktion bildet das von Zittel beschriebene Stück aus Eichstätt. Der Carapax besitzt bereits tiefere Randfontanellen als Thalassemys marina (Fig. 411) und stellt daher einen weiteren Grad der in der Richtung zu Archelon (Fig. 281) verlaufenden Spezialisation dar, die mit Typen wie Protosphargis (Fig. 284) einen extremen Spezialisationsgrad erreicht. Zwischen den Fontanellen des Rückenschildes sind die Randteile des Bauchschildes sichtbar (in der Zeichnung dunkel gehalten). $^3/_8$ der natürlichen Größe. (Originalzeichnung.)

Mit der vorwiegenden Fischnahrung steht nicht nur die Form der langgestreckten Kiefer, sondern auch die Art der Bezahnung in Einklang. Viele Pterodactylusarten haben ein hochgradig reduziertes Gebiß besessen, das meist auf die vordersten Teile der Kiefer beschränkt blieb und im wesentlichen als Fangrechen diente (Fig. 407).

Die Haut der Pterodactylen war schuppenlos und scheint von feinen Falten und Runzeln durchzogen gewesen zu sein.

Wir dürfen uns vorstellen, daß die Pterodactylen in großen Schwärmen die Koralleninseln bevölkerten; ob sie Tagraubtiere waren, die bei anbrechender Dunkelheit die schützenden Verstecke zwischen den Zweigen der Araukarien und Taxaceen oder im Geäst der Gingkobäume aufsuchten, oder ob sie nach Art der Fledermäuse erst bei Beginn der Dunkelheit auf die Jagd gingen und tagsüber ruhten, ist noch nicht mit Sicherheit ermittelt.

Ihre Körpergröße schwankte von der einer größeren Krähe bis zu der einer Lerche; eine der größeren Arten ist z. B. Pterodactylus longicollum, eine der kleinsten Pterodactylus spectabilis (Fig. 406).

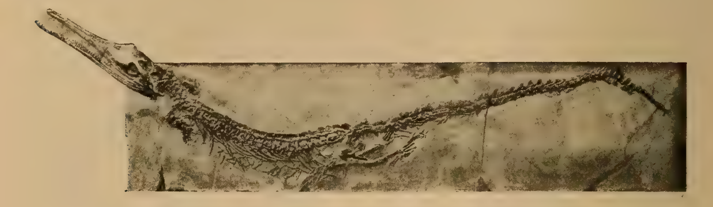


Fig. 413. Geosaurus suevicus, E. Fraas, aus dem oberen weißen Jura von Nusplingen in Schwaben, sehr stark verkleinert. — Gesamtlänge 2 m. (Nach E. FRAAS.)

Im Ruhezustand konnten die Pterodactylen ihren Schädel unter den zusammenlegbaren Hautflügeln verbergen. Daß die Flügel zusammengefaltet werden konnten, geht sehr klar aus der Flugfingerstellung sowie aus den winkelig zusammenstoßenden Achsen der Flugfingerphalangen einzelner Exemplare hervor, wie



Fig. 414. Geosaurus gracilis, H. von Meyer, aus dem lithographischen Schiefer von Eichstätt in Bayern. Original im British Museum of Natural History in London. Gesamtlänge 114 cm. (Nach C. W. ANDREWS.)

z. B. das prächtig erhaltene Exemplar des Pterodactylus spectabilis aus Eichstätt zeigt, das im Münchener Museum aufbewahrt wird. Die Tiere hakten sich mit den Krallen der drei vorderen Finger, die physiologisch wie ein einziger Haken funktionierten, an und

ließen ihren Körper wie die Fledermäuse herabhängen, die sich mit den Hinterfüßen aufzuhängen pflegen. Die Füße waren sehr klein und zart, trugen winzige Zehenkrallen und waren daher kaum imstande, als Schreitfüße zu dienen, wie dies von manchen Forschern, so von H. G. SEELEY, angenommen worden ist; die Lebensgewohnheiten der Pterodactylen werden nach meinen letzten Untersuchungen über diese Frage von denen der lebenden Wasserfledermäuse sehr wenig verschieden gewesen sein (19).

Erinnert auch der Skelettbau von Rhamphorhynchus, dem Vertreter der zweiten Gruppe der Flugsaurier, in vielen Punkten an den der Pterodactylen, so unterscheidet er sich doch in zahlreichen wichtigen Merkmalen so bestimmt von diesen, daß wir in Rhampho-



Fig. 415. Das nach unten abgebogene Ende der Wirbelsäule von Geosaurus suevicus E. Fraas, aus dem weißen Jura Schwabens, in etwa $^1/_2$ der natürlichen Größe. (Nach E. FRAAS.)

rhynchus eine von den Pterodactylen grundverschiedene Lösung des Flugproblems vor uns sehen. Wenn irgend jemals das Flugproblem im Tierreiche in annähernd derselben Weise gelöst wurde, wie dies durch die Konstruktion unserer Eindeckerflugmaschinen gelungen ist, so ist dies bei Rhamphorhynchus der Fall gewesen (Fig, 408, 409, 410).

Pterodactylus war ein Flatterflieger, dessen Flugart in hohem Grade an die unserer Fledermäuse erinnert. Die Flügel waren bei allen bisher bekannten Pterodactylusarten breitdreieckig und verhältnismäßig kurz; der Schwanz war verkümmert und spielte beim Fliegen keine Rolle. Ganz anders bei Rhamphorhynchus. Hier bildete zwar auch der vierte, enorm verlängerte Finger die vordere Spannung der Flughaut, und die drei vorderen Finger waren ebenso

wie bei Pterodactylus mit scharfen, großen Krallen zum Anhaken bewehrt; auch hier fand sich, von der Handwurzel entspringend, ein gegen den Hals gerichteter Spannknochen des Halshautsegels, der als eine Sehnenverknöcherung anzusehen ist. Aber die Flügel waren bei Rhamphorhynchus schmal, spitz und lang wie die unserer besten Segelvögel (Fig. 410), und der Schwanz war nicht verkümmert, sondern im Gegenteile außerordentlich kräftig und lang; er wurde von einem dicken Bündel starker Sehnen in straffer Spannung gehalten, und an seinem Ende fand sich ein rhombischer Hautlappen, dessen flugtechnische Bedeutung wohl keine andere als die eines Höhensteuers gewesen sein kann.



Fig. 416.



Fig. 417.

Fig. 416: Vorderflosse, Fig. 417: Hinterflosse von Geosaurus suevicus, E. Fraas, aus dem oberen weißen Jura von Bayern. Ungefähr $^1/_2$ natürliche Größe. (Nach E. FRAAS.)

Schon 1912 habe ich in meiner „Paläobiologie“ darzulegen versucht, daß aus der Gestalt der Kiefer von Rhamphorhynchus der Schluß gezogen werden darf, daß diese Reptilien in ähnlicher Weise wie die lebenden Scherenschnäbel (Rhynchops) Afrikas und Südamerikas an der Oberfläche ruhiger Gewässer auf Fische jagten, die sie mit ihren am Vorderende meist hakenartig umgebogenen Unterkiefern in die Höhe warfen, förmlich die Wasserfläche durchpflügend, und dann mit den zusammenklappenden Schnäbeln wie mit einer Zange erfaßten, worauf die Beutetiere unzerbissen verschluckt wurden.

Fortgesetzte Untersuchungen über die Lebensweise der Rhamphorhynchen haben mir die Gewißheit verschafft, daß die Über-

einstimmung zwischen den Scherenschnäbeln und den Rhamphorhynchen sich nicht nur auf die Jagdmethode beschränkt zu haben scheint, sondern sich auch auf die anderen Lebensgewohnheiten er-



Fig. 418. Rekonstruktion von Metriorhynchus (Oberer Jura Englands) nach der Rekonstruktion des Verf. aus dem Jahre 1907 plastisch modelliert von Dr. F. KÖNIG, 1910.

streckt haben dürfte. Bei Betrachtung der von der Meisterhand KUHNERTs gemalten Tafel in der neuen Auflage von BREHMs „Tierleben", die den Scherenschnabel in ruhendem Zustande auf der Ober-



Fig. 419. Squatina minor, Eastman, aus dem lithographischen Schiefer Bayerns, in etwa $^1/_5$ der natürlichen Größe.

fläche des Ufersandes liegend darstellt, ist die Übereinstimmung im allgemeinen Habitus der Körperform mit der eines Rhamphorhynchus geradezu überraschend. Es liegt nahe, die Frage aufzuwerfen, ob

nicht die Rhamphorhynchen tagsüber in derselben Weise wie die Scherenschnäbel auf dem Ufer zu ruhen pflegten und sich erst gegen Anbruch der Dämmerung auf die Jagd begaben.

Aus der Körperform von Rhamphorhynchus ist in der Tat kein Anhaltspunkt für die Annahme zu gewinnen, daß diese Reptilien in derselben Weise wie die Pterodactylen im Ruhezustande im Geäste der Bäume oder in Felsritzen hingen. Es ist eine solche Hängestellung auch nicht notwendig, um den Tieren das unmittelbare Abfliegen von ihrem Ruheplatz aus zu ermöglichen. Ebenso wie der Mauersegler (Apus apus) sich vom flachen Boden aus in die Luft

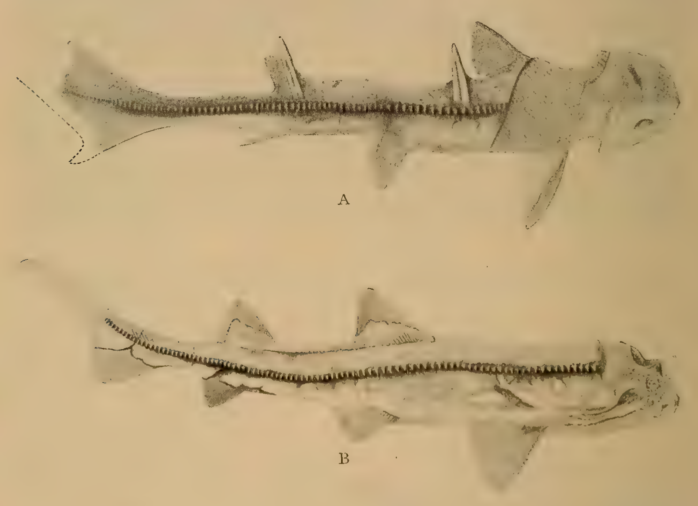


Fig. 420. A Heterodontus (Cestracion) Zitteli, Eastman, aus dem lithographischen Schiefer des Altmühlgebietes in Bayern. Etwa $^{7}/_{10}$ der natürlichen Größe. B Phorcynus catulinus Thioll., ebendaher. — Etwa $^{1}/_{3}$ der natürlichen Größe. (Nach C. R. Eastman.)

zu schwingen vermag, dürfen wir dies auch für Rhamphorhynchus als eine durchaus mögliche Bewegung ansehen. Der Mauersegler ist zwar auf dem flachen Boden überaus unbeholfen und von einem eigentlichen „Gehen“ kann bei diesem Vogel keine Rede mehr sein; er vermag, wie Beobachtungen frisch gefangener Exemplare lehren, nicht einmal zu kriechen. Legt man einen Mauersegler auf den Boden, so breitet er, ohne vorher einen Gehversuch gemacht zu haben, die Schwingen und schnellt sich durch einen kräftigen Schlag derselben so weit in die Höhe, daß er sofort zum Segelflug überzugehen vermag.

Nun gewinnt auch der Besitz des Hautsegels am Schwanzende von Rhamphorhynchus durch diese Überlegungen eine erhöhte Wichtigkeit. Der von langen und starken Sehnen gestraffte Schwanz mußte beim Auffliegen ein sehr wirksames Hilfsmittel darstellen und der Aufschwung durch einen Schlag des Schwanzes auf den Boden bedeutend verstärkt werden. Ich möchte jetzt, abweichend von meinen früheren Vermutungen, annehmen, daß sich die Rhamphorhynchen nur gelegentlich mit Hilfe ihrer Fingerkrallen an Äste, Felsritzen und dgl. anhakten, und daß ihre normale Ruhestellung dieselbe gewesen sein dürfte, wie wir sie bei den lebenden Scherenschnäbeln beobachten können. Im Gegensatze zu Pterodactylus bestand also aller Wahrscheinlichkeit nach die Ruhestellung nicht in einem Hängen an Ästen mit herabhängendem Körper, wie bei den Fledermäusen, sondern in einem Liegen, wie ich dies in einer neuen



Fig. 421. Ischyodus avitus, H. von Meyer (♂), ein Chimaeride aus dem Tithon (oberster Jura) von Eichstätt in Bayern. Beachtenswert ist der nur dem Männchen eigentümliche Stirnstachel sowie der männliche Genitalstachel hinter der Bauchflosse. Die Muskulatur, die noch ihre bezeichnende Streifung erkennen läßt, ist in eine weiße Substanz verwandelt, die aus phosphorsaurem Kalk besteht. Der mächtige Rückenstachel ruht auf einem breiten Flossenknorpel. Die Länge des Fossils beträgt 60 cm, ergänzt 70—80 cm. (Nach L. von Ammon.)

Rekonstruktion von Rhamphorhynchus Gemmingi zum Ausdrucke zu bringen versucht habe (Fig. 408).

Die Flugsaurier haben wahrscheinlich in großen Scharen das Gebiet der Strandriffe Bayerns bevölkert. So wie wir für die Inseln und den Strand des Niobrarameeres der oberen Kreideformation in Kansas angenommen haben, daß die Vögel in dichten Scharen die Küsten bevölkerten und so das Bild ungeheuerer Tiermassen ge-

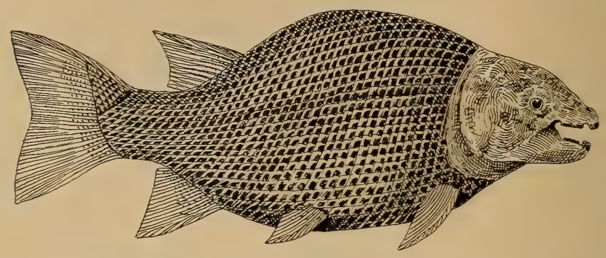


Fig. 422. Rekonstruktion von Lepidotus palliatus, Ag., aus dem Tithon von Langenaltheim in Schwaben, 1,80 m lang. Original im Senckenbergischen Museum zu Frankfurt a. M. (Nach O. ABEL, 1919.)

boten haben, wie es uns die „Vogelfelsen" der Gegenwart darstellen, so werden vielleicht auch die Flugsaurier in gewaltigen Scharen die Riffe umflattert haben.

Unter den Meeresreptilien gehören die **Ichthyosaurier** zu den selteneren Funden aus dem lithographischen Schiefer. Ichthyo-

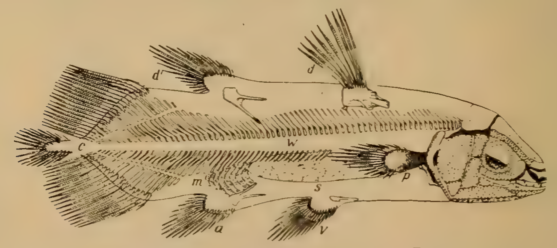


Fig. 423. Undina acutidens, Reis, Skelettrekonstruktion von REIS (aus Stromers „Lehrbuch der Paläozoologie), in $^1/_4$ der natürlichen Größe. Aus dem lithographischen Schiefer von Solnhofen in Bayern. a = Afterflosse, c = Terminalflosse mit endständiger Pinselflosse, d' = Rückenflossen, m = fossilisierte Muskelsubstanz, p = Brustflosse, s = Schwimmblase mit verkalkter Wand, v = Bauchflosse, W = Wirbelsäule, deren Wirbelkörper unverknöchert waren.

saurus posthumus besaß eine große vertikale Schwanzflosse wie die älteren Ichthyosaurier der Liasformation, aber neben verschiedenen anderen Merkmalen unterscheidet sich diese Art besonders dadurch von den älteren Typen, daß der obere Schwanzflossenlappen die Länge des unteren erreicht hat, und daß der den unteren Rand der

Schwanzflosse stützende Teil des Schwanzes stark geschwächt erscheint, was bei den älteren Typen nicht der Fall ist, sich aber in noch erhöhtem Maße bei den Kreideichthyosauriern, wie bei Ichthyosaurus platydactylus aus dem Aptien von Hannover, findet. Das Gesamtbild der Ichthyosaurier des Meeres der Tithonzeit Deutschlands wird jedoch von dem der Liasformen kaum wesentlich verschieden gewesen sein.

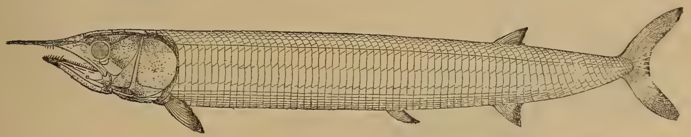


Fig. 424. Aspidorhynchus acutirostris, Ag., aus dem lithographischen Schiefer von Solnhofen in Bayern, in $^1/_5$ der natürlichen Größe. — Rekonstruktion von P. ASSMANN.

Von Plesiosauriern, deren jüngste Vertreter wir in der oberen Kreide Nordamerikas kennen gelernt haben, sind aus den lithographischen Schiefern nur dürftige Spuren nachgewiesen. Der Fund eines 23 cm langen Zahnes in den Kelheimer Plattenkalken beweist die Anwesenheit eines riesigen Vertreters dieser Reptiliengruppe im Meere dieser Gegend und Zeit.



Fig. 425. Rekonstruktion von Kalligramma Haeckeli, Walther, aus dem Tithon von Solnhofen in Bayern. Spannweite der Flügel 25,2 cm. (Nach A. HANDLIRSCH.)

Neben dieser riesigen Reptiltype, die das Meer bewohnte, tritt in den Solnhofener Schiefern eine kleine Gattung auf, die aus Daiting in 11 Exemplaren vorliegt, sonst aber nur vereinzelt auftritt. Das ist die Gattung Pleurosaurus mit langem, schlangenartigem Körper und sehr kleinen, zu Ruderfüßen umgestalteten Gliedmaßen; der Anpassungstypus ist derselbe gewesen wie bei den Mosasauriern, nur gehört die Gattung Pleurosaurus der durch die

lebende Gattung Sphenodon vertretenen Ordnung der Rhynchocephalen an. Jugendexemplare von Pleurosaurus Goldfussi wurden unter dem Namen Acrosaurus Frischmanni beschrieben. Pleurosaurus bildet einen Seitenzweig der Rhynchocephalen, der schon nach kurzem erloschen zu sein scheint und sich jedenfalls nicht wie die zum marinen Leben in der unteren Kreide übergegangenen Lacertilier zu hoher Blüte entwickelt hat; man kennt nur diesen einzigen Vertreter der Pleurosauriden.



Fig 426. Ein Hymenoptere (Pseudosirex Schröteri, Germar), aus der Verwandtschaft der Holzwespen, einer der ältesten bekannten Vertreter dieser Ordnung. Aus dem lithographischen Schiefer von Solnhofen. 3/4 der natürlichen Größe. (Nach OPPENHEIM, aus STROMER.)

Eine zweite Rhynchocephalengattung, Homoeosaurus (Fig. 388, 391), scheint dagegen keine marine Lebensweise geführt zu haben; die Reste dieser Formen, die man in etwa 33 Exemplaren aus Kelheim, Eichstätt und Solnhofen kennt, sind wahrscheinlich vom Lande her in die Plattenkalke eingeschwemmt worden. Ein Exemplar, das noch lebend in die Lagune von Kelheim gelangt ist, zeigt deutliche Spuren des Todeskampfes (Fig. 388).

Die Schildkröten sind durch zahlreiche Exemplare vertreten; am häufigsten erscheint Eurysternum (Fig. 412), eine Meeresschild-



Fig. 427.

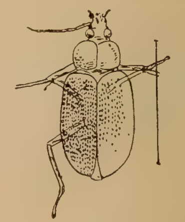


Fig. 428.

Ein Schmetterling und ein Käfer aus den lithographischen Schiefern Bayerns:

Fig. 427. Limacodites mesozoicus, Handlirsch, Rekonstruktion in 2/3 natürlicher Größe. (Nach A. HANDLIRSCH.)

Fig. 428. Procalosoma minor, Handlirsch, natürliche Größe durch beistehende Linie bezeichnet. (Nach A. HANDLIRSCH.)

kröte, bei welcher die Fontanellenbildung zwischen den Costalplatten und im Mittelfelde des Plastrons bereits ziemlich weit vorgeschritten ist. Zu derselben Gruppe gehört auch die Gattung

Thalassemys, von der ein prächtiges Exemplar in den Kalken von Schnaitheim in Schwaben gefunden und durch E. FRAAS (20) beschrieben worden ist (Fig. 411).

Unter den Krokodilen sind die Angehörigen der Meerkrokodile, die E. FRAAS Thalattosuchier genannt hat (21), die merkwürdigsten. Ein Stamm der Krokodile, der sich an das Leben im Meere angepaßt hat, ist in den lithographischen Schiefern durch die Gattung Geosaurus (Fig. 413—417) vertreten. Schon im Oxfordien traten uns diese Meerkrokodile in der Gattung Metriorhynchus



Fig. 429. Mesobelostomum deperditum, Germ., eine Wasserwanze aus dem lithographischen Schiefer von Solnhofen, eine der wenigen Arten, die in den Lagunen heimisch gewesen sein dürften, in denen sich die Plattenkalke bildeten. Natürliche Größe.
(Nach einer von Prof. L. VON AMMON freundlichst zur Verfügung gestellten Photographie.)

entgegen, und wir werden in noch älteren Bildungen Angehörige eines zweiten Stammes mariner Krokodile kennen lernen. Ein mit Haut und Weichteilen erhaltenes Exemplar (22) von Geosaurus gracilis (Fig. 414) zeigt das Vorhandensein einer kleinen, vertikalen Schwanzflosse, auf deren Ausbildung schon E. FRAAS aus der an die Abknickung der Wirbelsäule bei den Ichthyosauriern erinnernden Gestalt des Schwanzabschnittes geschlossen hatte (Fig. 415). Die Gliedmaßen waren zu Flossen umgestaltet, und zwar waren die Vorderflossen (Fig. 416) sehr klein, während die Hinterflossen (Fig. 417) wohlentwickelt waren. Das beweist, daß diese Tiere

sich durch ein von der lateral ausschlagenden Schwanzflosse unterstütztes Schlängeln des Körpers in Verbindung mit Ruderschlägen der Hinterbeine fortbewegt haben müssen, während die Arme zwar auch zu Paddeln umgestaltet waren, aber an der Lokomotion kaum mehr einen wesentlichen Anteil genommen haben können. Die Haltung des Tieres wird beim Schwimmen und beim „Stehen“ im Wasser eine klinonektonische gewesen sein (Fig. 418).

Die Haut der Meereskrokodile der oberen Juraformation ist vollständig nackt gewesen. Wahrscheinlich stand auf dem Rücken oberhalb der Beckenregion ein niederer Hautsaum, der sich in die ausgeschnittene Schwanzflosse fortsetzte.

Außer diesen rein marinen Krokodilen sind auch Reste von Süßwasserkrokodilen (z. B. Alligatorium) in den lithographischen Schiefern gefunden worden. Es sind kleine Arten gewesen, die sich wahrscheinlich in den Küstensümpfen aufhielten und von hier aus als Leichen in die Schiefer geschwemmt wurden.

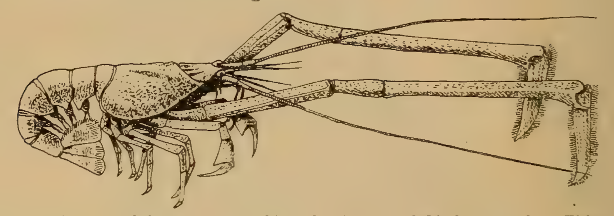


Fig. 430. Rekonstruktion von Mecochirus longimanus, Schloth., aus dem Tithon von Eichstätt in Bayern. $^3/_4$ der natürlichen Größe.

Überaus reich sind die lithographischen Schiefer an Fischen. An Häufigkeit steht Leptolepis sprattiformis (Fig. 389) obenan; die Tiere scheinen in ungeheueren Scharen das Meer bewohnt zu haben und sind wahrscheinlich als die eigentlichen „Futterfische“ der vielen räuberischen Meeresbewohner zu betrachten, die das Meer der oberen Juraformation Bayerns bewohnten. Bei Langenaltheim sind ihre Leichen unter Verhältnissen eingebettet worden, die beweisen, daß die Tiere zur Laichzeit in großen Schwärmen die Ufernähe aufsuchten und dabei in den Lagunen verendeten.

Unter den Fischen erscheinen zahlreiche Plagiostomen, meist benthonische Typen; unter ihnen ist ein Exemplar von Squatina minor (Fig. 419) eines der schönsten, das wir aus den Plattenkalken kennen. Daneben finden sich Reste der Gattungen Heterodontus (Fig. 420 A), Phorcynus (Fig. 420 B), Notidanus, Acrodus, Palaeoscyllium, Pristiurus, Sphenodus usw. Auch die Seekatzen oder Chimaeren sind durch einige guterhaltene Skelette von Ischyodus vertreten (Fig. 421), denen sich die Gattung Chimaeropsis anschließt.

Zu den stattlichsten Formen unter dem großen Heer der übrigen Fische aus den lithographischen Schiefern gehört die Gattung Lepidotus, von der ein prächtiges Skelett von 180 cm Länge im Schiefer von Langenaltheim entdeckt worden ist und das eine der Zierden des Senckenbergischen Museums zu Frankfurt a. M. bildet (Fig. 422). Das Tier war, wie aus dem Charakter seines Gebisses hervorgeht, durophag, d. h. es hat sich von hartkörperischen Organismen genährt. Die Zähne sind mit halbkugeligen Kronen ausgestattet, die das Zerreiben der harten Nahrung ermöglichten, so wie dies



Fig. 431. Rekonstruktion von Aeger tipularius, Schlotheim, aus dem Plattenkalk von Eichstätt in Bayern. — Antennen auf Grundlage des im Eichstätter Lyzealmuseum befindlichen Exemplars, Photographien und Zeichnungen von Prof. Dr. J. SCHWERTSCHLAGER in Eichstätt. — Originalzeichnung. — $^1/_6$ der natürlichen Größe. Die Art scheint eine Hochseeschwebeform gewesen zu sein.

heute bei der Gattung Chrysophrys (Fig. 193) des Mittelmeergebietes der Fall ist.

Merkwürdigere Typen unter den Fischen des lithographischen Schiefers sind die Angehörigen der Familie der Coelacanthiden (Fig. 423), wahrscheinlich Bewohner der Ufersümpfe, wie der langschnauzige Aspidorhynchus (Fig. 424). Zu den häufigeren Funden gehören Reste verschiedener Arten der Gattungen Pholidophorus, Eugnathus, Belonostomus und Caturus.

Unter den schönsten und in palaeontologischer Hinsicht wichtigsten Funden in den lithographischen Schiefern stehen die Insekten vielleicht an der ersten Stelle.

Das häufigste Insekt der Schiefer ist Mesoblattina lithophila, Germar, eine etwa 2 cm lange Blattide oder Schabe, deren große Augen besonders auffallen. Wahrscheinlich ist dieses Tier ein Nachttier gewesen. Unter den anderen Orthopteren sind die Heuschrecken zu nennen, von denen Pycnophlebia speciosa, Germar, eine bedeutende Größe erreichte und darin auch die meisten lebenden Heuschrecken der Tropen übertraf. Einige kleinere Gattungen (Gryllacris, Phaneroptera, Conocephalus) scheinen für die Nähe eines Steppengebietes zu sprechen, was ja auch durch die Anwesenheit des kleinen Dinosauriers Compsognathus wahrscheinlich gemacht wird. Dem Anpassungstypus der Wasserwanzen entspricht Chresmoda obscura, Germ.; sie hatte sehr lange Beine und ist vielleicht neben den Wasserwanzen das einzige Tier gewesen, das als ständiger Bewohner der Lagunengebiete anzusehen ist, während sich ja sonst nur ortsfremde Typen in den Schiefern eingelagert finden.

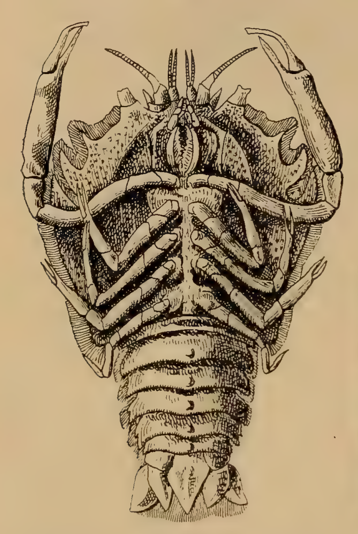


Fig. 432. Rekonstruktion der Unterseite von Eryon arctiformis, Schlotheim, aus den lithographischen Schiefern Bayerns. $^1/_2$ natürliche Größe.



Fig. 433. Limulus Walchi, Desm., aus dem lithographischen Schiefer von Eichstätt in Bayern. Ungefähr $^1/_2$ der natürlichen Größe. Original im Paläobiologischen Lehrapparat der Wiener Universität.

Stellt jedoch Chresmoda nur einen mit den lebenden Wasserwanzen durch konvergente Anpassungen verbundenen Typus dar, so finden wir in den Gattungen Mesobelostomum (Fig. 429), Nepa, Belostoma und Naucoris einige Arten, die zu den Rhynchoten ge-

hören und als echte Wasserwanzen anzusehen sind. Wahrscheinlich waren auch sie, worauf schon J. WALTHER (5) hinweist, endemische Bewohner der Lagunen.

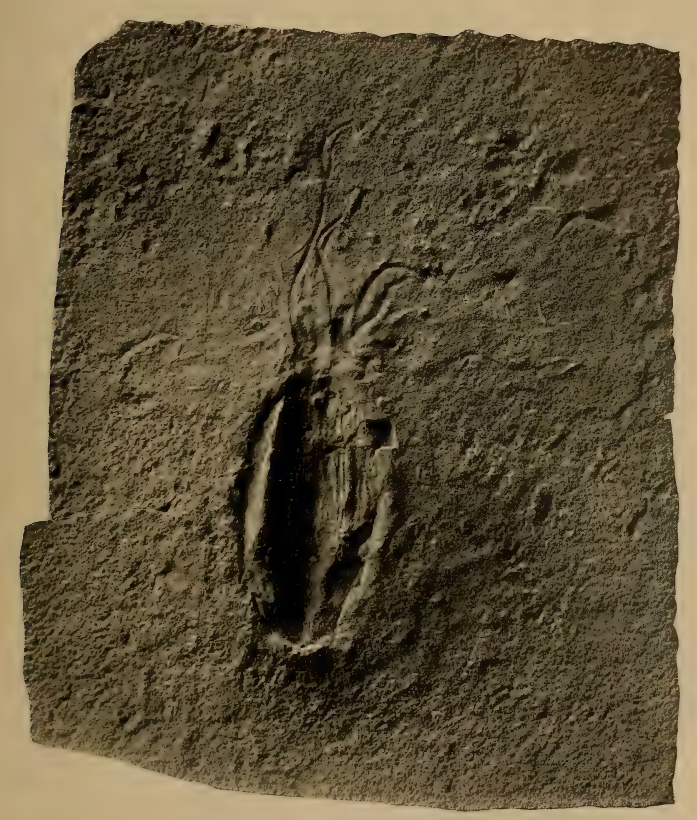


Fig. 434. Trachyteuthis hastiformis, Rüppell, aus dem lithographischen Schiefer von Solnhofen. Das hier in $^1/_5$ der natürlichen Größe abgebildete Exemplar zeigt die Abdrücke der Arme und eines Tentakels mit den Saugnapfreihen, sowie vollkommen deutlich die beiden Augen, die teilweise erhaltene Muskulatur des Mantels usw. Zur linken Seite der Arme liegen einige, wahrscheinlich im Todeskampfe vom Tiere ausgespieene Reste eines anderen Cephalopoden. Die Platte ist stark gewölbt, was auf die Auftreibung des im Schlamme haftenden Tieres durch die Verwesungsgase zurückzuführen ist, die an verschiedenen Stellen durch Spratzgänge ihren Ausweg genommen haben. (Original im Paläobiologischen Lehrapparate der Wiener Universität, Geschenk von JULIUS FREIHERRN VON SCHWARZ.)

Unter den Archipteren sind die Libellen oder Odonaten durch eine Reihe prachtvoll erhaltener Exemplare vertreten. Fast jede größere Sammlung paläontologischer Funde bewahrt ein oder

mehrere Stücke von „Solnhofener Libellen“ auf (Fig. 398). Die schöne Erhaltung der Reste, die das Flügelgeäder als zarte Abdrücke bis in die letzten Einzelheiten erkennen läßt, ist wohl die Ursache, daß von den Arbeitern jeder derartige Fund, der nicht nur von Fachleuten, sondern auch von Laien gerne gekauft und gut bezahlt wird, sorgfältig zur Seite gelegt wird; im Jahre kommen etwa 100 Exemplare zum Vorschein. Daraus erklärt sich wohl auch der verhältnismäßig hohe Prozentsatz der Libellen unter den übrigen Insekten der lithographischen Schiefer; freilich werden auch Käfer nicht allzu selten gefunden, aber die Reste sind meist so schlecht erhalten, daß sie von den Arbeitern nicht aufbewahrt, sondern weggeworfen werden. Unter den Libellen sind die folgenden besonders schön erhalten und sehr häufig: Isophlebia aspasia, Heterophlebia aequalis, Tarsophlebia eximia und Cymatophlebia longiolata. Einzelne Arten erreichen eine Flügellänge von 10 cm. Ein prächtiges Exemplar von Urogomphus giganteus, Germ., ist in Fig. 398 abgebildet.



Fig. 435. Plesioteuthis prisca, Rüppell, ein dibranchiater Cephalopode aus der Gruppe der Teuthoidea (Naef), aus dem lithographischen Schiefer von Eichstätt in Bayern. Die durch schwarze Färbung gekennzeichnete Vertiefung in der Längsachse des Tieres, die nach hinten zu in einen eiförmigen Sack mündet, ist der Abdruck des noch vom Tintenstoff gefärbten Tintenbeutels. Der Schulp ist erhalten, auch die Umrisse des Mantels sind sichtbar, aber die Abdrücke der Arme und Tentakel fehlen. — Original im Paläobiologischen Lehrapparate der Universität Wien. — Ungefähr $^{2}/_{5}$ der natürlichen Größe.

Auffallenderweise sind Eintagsfliegen oder Ephemeriden in den lithographischen Schiefern nicht häufig; aus dem ganzen Faunenverhältnisse ließe sich erwarten, daß diese Gruppe der Archipteren in größeren Massen das Gebiet bewohnt hat.

Das schönste und größte Insekt der Plattenkalkfauna ist 1903 in Solnhofen gefunden und von Johannes Walther (5) als Kalli-

gramma Haeckeli beschrieben worden (Fig. 425). Die Art gehört zu den Florfliegen oder Osmyliden und mißt mit ausgespannten Flügeln 252 mm. Jeder Flügel trägt ein großes Augenfeld. Die Gattung Kalligramma steht den lebenden Osmylidengattungen Stenosmylus und Hyposmylus am nächsten, die gleichfalls Augenflecken besitzen, die auf der Oberseite der Flügel als konvexe, auf der Unterseite als konkave Wölbungen erscheinen, ebenso wie bei Kalligramma Haeckeli.

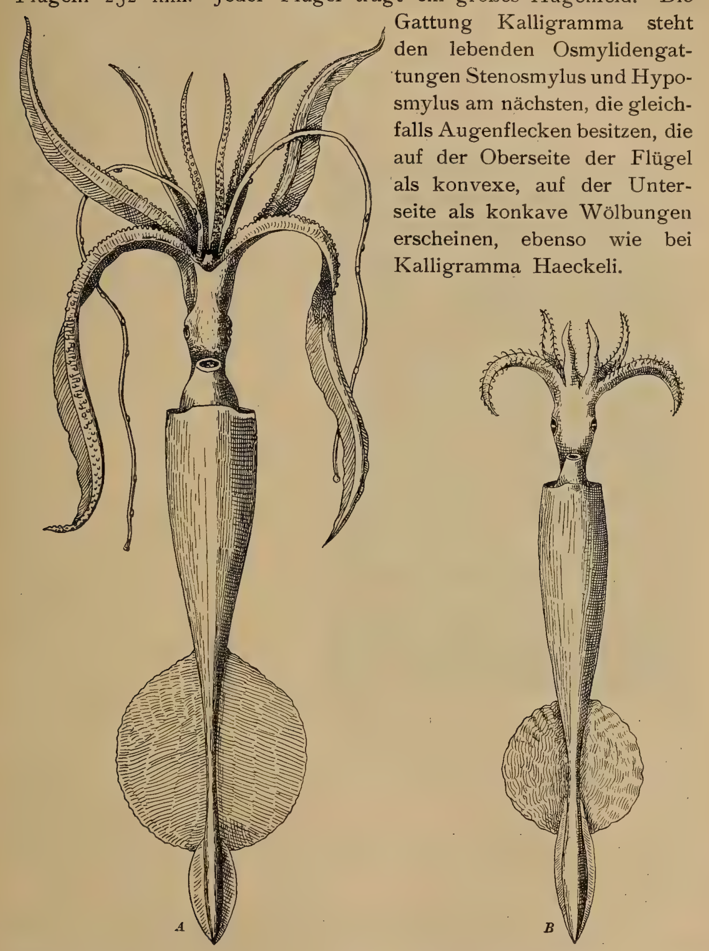


Fig. 436. *A* Chirothauma macrosoma, Goodrich, Ansicht von der Unterseite in $^1/_2$ natürlicher Größe, nach E. S. GOODRICH. (Lebend im Indischen Ozean.) Farbe durchscheinend, trüb purpurbraun, auf der Unterseite in Heliotrop und Gelb übergehend. *B* Rekonstruktion von Belemnites semihastatus, Oberdogger Schwabens, verkleinert. (Nach ABEL, 1916.)

Auch Termiten sind in den lithographischen Schiefern nachgewiesen worden. Diese Funde sind von besonderem biologischem Interesse, da wir ja aus anderen Gründen die Anwesenheit von Termiten oder Ameisen, also Tieren, welche Erdbauten in der Steppe ausführen, wahrscheinlich machen konnten; in der Ornithischiergattung Polacanthus haben wir aus den Wealdenbildungen Englands ein Tier kennen gelernt, das in so auffallender Weise mit dem Anpassungstypus von Phrynosoma und Moloch übereinstimmt, daß wir auch für Polacanthus eine analoge Lebensweise annehmen mußten. Das Vorhandensein von Termiten in den lithographischen Schiefern Bayerns ist daher mit Rücksicht auf das Problem von der Lebensweise der Gattung Polacanthus von besonderem Interesse.



Fig. 437. Acanthoteuthis (= Ostracoteuthis) speciosa, Münster, aus dem tithonischen Plattenkalk von Eichstätt in Bayern, etwa in $^1/_3$ der natürlichen Größe. Original im naturhistorischen Staatsmuseum in Wien. (Nach O. ABEL, 1916.)

Die Dipteren sind in den Schiefern Bayerns bisher nur durch ein einziges Exemplar von Prohirmoneura jurassica (Schwertschlager) vertreten. Zu den Hymenopteren gehört die wahrscheinlich mit den Holzwespen (Symphiten) verwandte Gattung Pseudosirex (Fig. 426). Die Schmetterlinge, z. B. Limacodites mesozoicus (Fig. 427), sind mit den australischen Leontiniden verwandt und besaßen noch keine Apparate zum Honigsaugen, entsprechend dem Charakter der damaligen Flora. Käfer sind, wie schon erwähnt, nicht selten, aber meist schlecht erhalten (Fig. 428).

Verlassen wir nunmehr die Gruppe der Insekten und gehen zu den Krebsen über, so erscheint diese Gruppe durch eine Fülle von Formen vertreten. Die Decapoden gehören überhaupt zu den häufigsten Funden der lithographischen Schiefer; Arten der Gattungen Penaeus, Mecochirus (Fig. 430), Acanthochirus, Aeger (Fig. 431) usw. sind überaus häufig zu finden. Unter ihnen sind Schwimmtypen und bodenbewohnende Formen fast gleich häufig vertreten. Zu den

schönsten Resten zählen die der Eryoniden, einer Familie der Reptantia (Ordnung der Decapoden), die heute nur noch in der Tiefsee in einigen wenigen Arten erhalten geblieben ist. Im oberen Jura ist jedoch Eryon (Fig. 432) zweifellos ein Bewohner der seichteren Meeresteile gewesen. Die auch in den Plattenkalken entdeckte Gattung Sculda ist einer der ältesten Vertreter der Stomatopoden, die in den Tropenmeeren der Gegenwart leben.

Ein Verwandter des lebenden Limulus polyphemus, des „Molukkenkrebses," der mit Unrecht diesen Namen führt, da er nicht zu den eigentlichen Krebsen, sondern zu der Klasse der

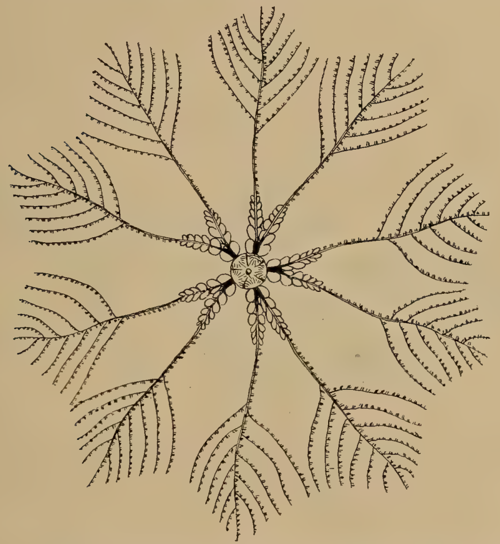


Fig. 438. Rekonstruktion von Saccocoma tenella, Goldfuß. Tithon von Eichstätt in Bayern. Vergr. $^3/_1$. (Nach O. JAEKEL, abgeändert.)

Merostomata gehört, scheint schon in der oberen Jurazeit ein Bewohner der seichten Schlammgründe gewesen zu sein, in die sich Limulus mit Hilfe seines Endstachels einzuwühlen pflegt. Einzelne Exemplare sind prachtvoll erhalten (Fig. 386, 433).

Unter den Cephalopoden finden wir in den Schiefern sehr zahlreiche Ammoniten; am häufigsten sind verschiedene Arten der Gattungen Oppelia und Perisphinctes (Fig. 392, 393, 394). Ein Exemplar von Oppelia steraspis ist noch mit der Brut im Innern der Wohnkammer erhalten (Fig. 392). Die Belemniten der lithographischen Schiefer besitzen meist Rostren von Keulenform; Belem-

nites hastatus hat wohl dieselbe Körpergestalt wie B. semihastatus (Fig. 436 *B*) aus dem Braunen Jura Schwabens besessen und dem Anpassungstypus angehört, der in der Gegenwart durch die Oegopsidengattung Chirothauma (Fig. 436 *A*) repräsentiert wird, die eine planktonische Lebensweise führt. Dagegen ist Acanthoteuthis speciosa (Fig. 437), wie aus der Körpergestalt und den Fanghaken der Arme zu erschließen ist, wahrscheinlich ein schnellschwimmender Hochseeräuber gewesen. Außer diesen Typen treten in den lithographischen Schiefern zahlreiche Hochseecephalopoden auf, unter denen Plesioteuthis prisca die häufigste Art ist. Im Jahre werden etwa 40 Stück gefunden, bei denen der Tintenbeutel nicht selten erhalten ist (Fig. 435). Ein prachtvoll erhaltenes Exemplar von Trachyteuthis hastiformis, Rüppell, ist kürzlich in den Besitz des Paläo-

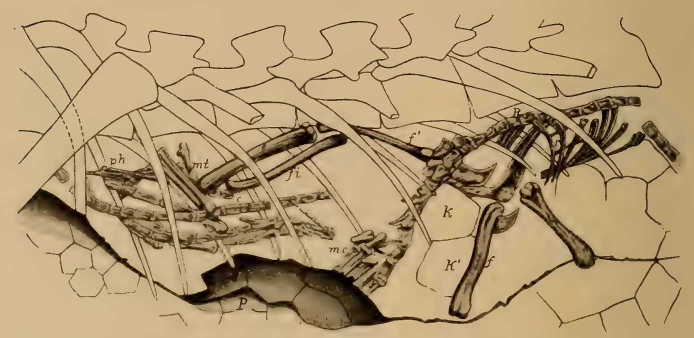


Fig. 439. Leibeshöhle von Compsognathus longipes (vgl. Fig. 399) aus dem lithographischen Schiefer von Jachenhausen in der Oberpfalz, Bayern, mit den Resten eines gefressenen Reptils. *f* = rechtes, *f'* = linkes Femur, *t* = Tibia, *fi* = Fibula, *c* = Calcaneus, *mt* = Metatarsalia, *mc* = Metacarpalia, *ph* = Phalangen, *K* und *P* = Kalkdrusen und Polygonalplatten, letztere von F. von Huene für Panzerreste gehalten. (Nach F. von Nopcsa.)

biologischen Lehrapparates der Wiener Universität gelangt (Fig. 434) und zeigt in den den Rest umgebenden Eindrücken der Tentakel, die auf der Photographie scharf ausgeprägt sichtbar sind, deutliche Spuren des Todeskampfes.

Die übrigen Reste von Würmern, Mollusken usw. sind für die Rekonstruktion des Lebensbildes am Strande von Solnhofen ohne Belang. Wichtig sind nur die Reste der Crinoidengattung Saccocoma (Fig. 438), die ebenso wie die planktonische Gattung Uintacrinus der oberen Kreidezeit ihre festsitzende Lebensweise aufgegeben hat. Saccocoma, eine sehr kleine Form, bedeckt manche Schichtflächen der dünneren Zwischenlagen der Plattenkalke zu Millionen. Bei Eichstätt tritt sie, wie J. Walther (5) anführt, in sieben verschiedenen

Horizonten auf. Sehr häufig sind die Reste des kleinen Schlangensterns Geocoma carinata.

Auch die Medusen, von denen schon früher die Rede war, erscheinen in Pfalzpaint an bestimmte Horizonte der Plattenkalke gebunden. Unter ihnen gehören die Reste der Gattungen Ephyropsites, Rhizostomites und Myogramma zu den schönsten Typen (Fig. 390).

Von den Tieren des Festlandes haben uns die Fossilreste der lithographischen Schiefer nur sehr dürftige Kunde hinterlassen. Was nicht in das Meer geweht wurde, wie die Insekten oder von Flüssen in die See getragen wurde, wie die Leichen des kleinen Rhynchocephalen Homoeosaurus, ist auf dem Lande geblieben und dort der Zerstörung anheimgefallen. Hätte uns nicht ein glückliches Zusammentreffen von Umständen die beiden Exemplare der Archaeopteryx (Fig. 400, 401) und die Leiche des kleinen Raubdinosauriers Compsognathus longipes (Fig. 399) überliefert, so wüßten wir von der größeren Tierwelt des Festlandes aus der Ablagerungszeit der lithographischen Schiefer so gut wie nichts. So stellt uns wenigstens dieser kleine, etwa katzengroße Raubdinosaurier, dessen Kadaver in stark verwestem Zustande in die Lagune von Jachenhausen eingeschwemmt wurde, einen Vertreter der Landwirbeltiere vor, die zu dieser Zeit die Steppe bewohnten. Schon aus dem Vorhandensein gewisser Heuschreckentypen mußten wir auf das Vorhandensein von Steppengebieten in der Nähe der Riffe schließen, in deren Strandlagunen sich der vom Festlande hereingewehte Steppenstaub zu den Plattenkalken anhäufte. Der Fund eines bipeden, schnellfüßigen, räuberischen Springdinosauriers, in dessen Leibeshöhle noch die letzte Mahlzeit erhalten ist (Fig. 439), ist eine weitere Stütze für die Anwesenheit von Steppengebieten in vielleicht nicht allzu großer Entfernung von den Rifflagunen des heutigen Altmühlgebietes Bayerns. Nur in Steppen und Wüsten konnten sich aus vierfüßigen Landwirbeltieren bipede Typen von der Gestalt des Compsognathus ausbilden.

Vielleicht haben in diesen Gebieten auch kleine Säugetiere gelebt; bis jetzt hat uns aber auch nicht einmal ein vereinzelter Zahn oder Kiefer ein Dokument in die Hände gegeben, aus dem wir auf die Anwesenheit dieser Tiere in der Plattenkalkregion Bayerns einen Schluß ziehen könnten. Im oberen Jura Englands sind vereinzelte Reste von kleinen Säugetieren gefunden worden, ebenso wie in den Atlantosaurusbeds Nordamerikas (Fig. 365—377) und es ist wohl möglich, daß solche Säugetiere auch in Bayern nicht gefehlt haben, aber wir sind einstweilen in dieser Frage auf bloße Mutmaßungen angewiesen. Vielleicht bringt uns eines Tages ein glücklicher Fund, so wie der des ersten und zweiten Archaeopteryxskelettes, die erwünschte Aufklärung; bei den ausgezeichneten Erhaltungs-

bedingungen der lithographischen Schiefer könnten wir vielleicht auch hoffen, durch einen solchen Fund etwas Näheres über die Organisation der mesozoischen Säugetiere zu erfahren, von denen bisher nur sehr unvolllständige Reste bekannt sind.

Die einzigartigen Erhaltungsbedingungen, unter denen die Tierleichen in den weiten Lagunenflächen des heutigen Altmühlgebietes fossil wurden, haben uns diese Reste in einem Zustande überliefert, der uns ihr Lebensbild in fast greifbare Nähe rückt. Und wenn auch die uns überlieferten Fossilien aus den Plattenkalken Bayerns nur einen Ausschnitt aus der Gesamtfauna darstellen, so genügen doch die vorhandenen Dokumente aus diesem Abschnitte der Erdgeschichte, uns ein Lebensbild von den Strandlagunen von Solnhofen, Eichstätt, Pappenheim und den anderen Fundorten dieser Fauna zu entwerfen, wie dies vielleicht bei einigen plistozänen und tertiären Faunen, aber bei keiner älteren Fauna in der gleichen Klarheit und Vollständigkeit möglich ist. —

Wenn wir es versuchen, uns in die Zeit der Archaeopteryx hineinzudenken, so ersteht vor unseren Augen das Bild eines sonnenbeglänzten Strandes mit weiten, blendend weißen Strandlagunen, auf der einen Seite von dem tiefblauen, offenen Meere, auf der anderen von niederen Landstrichen begrenzt, die von Araukarienwäldern bestanden sind, denen sich an vereinzelten Stellen, wo Süßwasserfäden in das Lagunengebiet münden, von Schilfdickichten bewachsene Uferstrecken und Brackwassersümpfe vorlagern. —

Eine niedere, langsam gegen das Ufer vordringende Welle rollt heran und überschwemmt die staubbedeckte, trockenliegende Lagunenfläche. Schwärme des kleinen Leptolepis sprattiformis hat die Welle mitgebracht und wie sie sich zurückzieht, bleiben die Tiere zappelnd auf dem Schlammboden der Lagune liegen. Da und dort ist ein Limulus auf das Trockene gesetzt worden und sucht eilends der sich zurückziehenden Welle nachzufolgen, aber die den Schlamm austrocknende Tropensonne verwandelt den zuerst weichen Schlamm in einen immer zäher werdenden Teig, der in wenigen Minuten jede weitere Bewegungsmöglichkeit der gestrandeten Tiere abschneidet, so daß sie haften bleiben und verenden. Nach kurzem Todeskampfe ist das Schicksal aller lebend auf den Strand geworfenen Tiere entschieden und der in der Sonnenglut ausdörrende Lagunenboden ist nur mehr ein weites Leichenfeld, über das der Landwind feinen Staub zu breiten beginnt und alle Leichen zudeckt, bis wieder eine Welle vom offenen Meere in den Lagunenbereich vordringt und eine Schichte feinen Tones über die Kalkstaubschichte breitet.

Flugsaurier umkreisen entweder mit flatternden Flügelschlägen oder, wie Habichte ruhig ihre Kreise ziehend, die Leichenfelder, tauchen

weiter draußen im offenen Meere nieder, um einen Fisch zu erhaschen, oder stoßen auf einen an der Oberfläche treibenden toten Fisch oder einen Cephalopoden herab. Mit unbeholfenen Flügelschlägen flattert eine Archaeopteryx durch das Geäst der Araukarien an den höher gelegenen Stellen des Ufers und zahlreiche Libellen umschwirren das Schilfdickicht an den Mündungsstellen der kleinen Wasserläufe, die in die Lagunen münden. Da und dort sucht ein Aasjäger nach Beute unter den von den Wogen auf das Trockene geworfenen Leichen oder den lebend eingeschwemmten Tieren, seine Fährten auf dem Schlamme zurücklassend, solange dieser noch nicht von der Sonne so weit gehärtet ist, daß die Füße dieser Räuber keine Spuren auf dem Lagunenboden zurücklassen können.

Man hat schon oft versucht, das Tierleben der Lagunen und Strandriffe von Solnhofen in Rekonstruktionsbildern festzuhalten. Meist ist man dabei in den Fehler verfallen, Bilder zusammenzustellen, die aus dem Grunde unnatürlich wirken müssen, weil sie auf engem Raume eine Fülle verschiedener Arten vereinigen, so daß solche Rekonstruktionen als „Menageriebilder“ wirken müssen, wie ich derartige Kompositionen genannt habe. Der gleiche Fehler, dem wir auf Landschaftsbildern und Lebensbildern aus der Eiszeit und Tertiärzeit so häufig begegnen, auf denen nicht nur die gesamte Flora, sondern auch die ganze, von einem Fundorte, ja sogar mitunter aus der ganzen, entsprechenden geologischen Zeitspanne bekannte Fauna auf engstem Raume vereinigt wird, ist auch bei der Darstellung der Fauna von Solnhofen häufig gemacht worden. Der erste Grundsatz für die Rekonstruktion eines Lebensbildes aus früheren Zeiten der Erdgeschichte muß jedoch sein, nur einen Ausschnitt aus der Fauna auf dem engen Raume eines einzigen Lebensbildes zur Darstellung zu bringen. Alles Übermaß in dieser Hinsicht muß unnatürlich wirken. Wenn wir uns daran gewöhnen, bei Rekonstruktionsbildern fossiler Floren denselben Grundsatz zu verfolgen, so werden dieselben auch den Charakter von Bildern verlieren, wie sie ein botanischer Garten darstellt. Eher werden wir berechtigt sein, von einer bestimmten Tier- oder Pflanzenform eine größere Menge von Individuen auf einem solchen Rekonstruktionsbilde nebeneinanderzustellen, als eine Summe der verschiedenartigsten Arten und Gattungen in wenigen Exemplaren auf engstem Raume. Aus diesen Gründen können auch die Lebensbilder, wie sie bis vor kurzer Zeit noch als der Ausdruck unserer Vorstellungen von der Landschaft und dem Tierleben einer bestimmten Zeit der Erdgeschichte gegolten haben, wie z. B. die von E. FRAAS entworfene Rekonstruktion des Lebensbildes der Fauna von Steinheim in Württemberg (Fig. 440), nicht den Anschauungen

entsprechen, zu denen wir bei der Beachtung der hier dargelegten Richtlinien für die Rekonstruktionen von Lebensbildern der Vorzeit gelangen müssen.



Fig. 440. „Menageriebild“, d. i. ein unnatürliches Lebensbild der miozänen Säugetierfauna von Steinheim in Württemberg. (Nach E. FRAAS.) Es ist durchaus unwahrscheinlich, daß zu irgendeiner Zeit die hier auf einem Bilde vereinigten Tiere friedlich nebeneinander zur Tränke zogen; es ist vielmehr an gleichartige Verhältnisse zu denken, wie sie SCHILLINGS aus Ostafrika geschildert hat. E. FRAAS hat dargestellt: Links im Vordergrunde zwei große geweihlose Hirsche, Palaeomeryx eminens (*1*), weiter im Vordergrunde (*2*) ein Rudel kleiner Muntjakhirsche, Dicroceros furcatus; im Vordergrunde (*3*) sind zwei kleine Zwerghirsche, neben ihnen ein dreizehiges Pferd, Anchitherium aurelianense (*4*) zur Abbildung gebracht; nach rechts (*5*) folgt der säbelzähnige Tiger Machairodus, vor ihm im See ein Mastodon (unrichtige Stellung der oberen Stoßzähne) und einige hornlose Rhinocerotiden, vermutlich eine Aceratheriumart darstellend; rechts im Vordergrunde (*6*) ziehen zwei große Schweine, Choeropotamus steinheimensis, von der Tränke ab. Am jenseitigen Ufer und am Abhang Mastodonten. In der See fließt über Sinterterrassen eine heiße Quelle, die den Sprudelkalk der Steinheimer Oase absetzte.

Ein der Wirklichkeit am meisten sich näherndes Rekonstruktionsbild des Lagunengebietes von Solnhofen aus der Tithonzeit würde sich nach diesen Erwägungen sehr weit von allen bisherigen Versuchen entfernen, denn wir würden gezwungen sein, diese Lagunen als eine weite, eintönige, leblose, im Sonnenlichte blendend helle und sehr spärlich mit Tierleichen überstreute Fläche darzustellen, nicht aber als einen Strand, auf dessen seichten Uferstrecken das rege Leben herrschte, das uns die Summe der 580 verschiedenen Arten aus zahlreichen Tiergruppen vortäuscht, die im Laufe langer Jahre aus den Schiefern des Altmühlgebietes wieder an das Tageslicht gezogen worden sind.

Literaturnachweise.

(1) J. SCHWERTSCHLAGER, Über die Materialien, welche die Römer in ihren Ansiedlungen bei Eichstätt verwendeten. — (Sammelblatt des historischen Vereins Eichstätt. XII. Jahrg., Eichstätt 1908, p. 6.)

(2) L. FRISCHMANN, Versuch einer Zusammenstellung der bis jetzt bekannten fossilen Tier- und Pflanzenüberreste des lithographischen Kalkschiefers in Bayern. — (Programmschrift, Eichstätt 1853.)

(3) M. SCHLOSSER, Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste aus den süddeutschen Bohnerzen. — (Geol. und Paläont. Abhandl., herausgeg. v. E. Koken, N. F., Bd. V (d. g. R., Bd. IX), 3. Heft, Jena 1902, p. 133, 139.)

(4) W. VON GÜMBEL, Geologie von Bayern, Bd. II. — Cassel 1894.

Derselbe, Geognostische Beschreibung der fränkischen Alb (Frankenjura). — Cassel 1891.

(5) J. WALTHER, Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke. Bionomisch betrachtet. — (Festschrift für Ernst Haeckel, Jenaische Denkschriften, Bd. XI, 1904, p. 135.)

(6) TH. SCHNEID, Die Geologie der fränkischen Alb zwischen Eichstätt und Neuburg a. D. — I. Stratigraphischer Teil. — (Geognost. Jahreshefte, 1914 und 1915, XXVII. und XXVIII. Jahrg., München 1914; bes. p. 115—118, 135—158.)

(7) A. HANDLIRSCH, Die fossilen Insekten. — Leipzig, W. Engelmann, 1908.

(8) A. OPPEL, Über Fährten im lithographischen Schiefer. — (Paläontol. Mitteil. aus dem Museum d. kgl. bayr. Staates, Stuttgart 1862, Bd. II.)

(9) O. ABEL, Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. — Stuttgart 1912, p. 72.

(10) T. C. WINKLER, Étude ichnologique sur les empreintes de pas d'animaux fossiles. — (Archives du Musée Teyler, Haarlem (2), Tome II, p. 241.)

(11) J. SCHWERTSCHLAGER, Die lithographischen Plattenkalke des obersten Weißjura in Bayern. — Verlag Natur und Kultur, München 1919. (Fig. 9, p. 21.)

(12) O. ABEL, Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Fig. 43, p. 96.

(13) A. ROTHPLETZ, Über die Einbettung der Ammoniten in die Solnhofener Schichten. — (Abhandl. d. kgl. bayr. Akad. d. Wiss., II. Kl., Bd. XXIV, 2. Abt., München 1909, p. 313.)

(14) O. CH. MARSH, Zeitschrift der deutsch. geol. Ges., Berlin 1865, p. 13.

(15) C. I. CORI, Der Naturfreund am Strande der Adria. — Leipzig 1910, p. 114.

(16) Prof. J. SCHWERTSCHLAGER hat mich auf meine diesbezügliche Frage darauf aufmerksam gemacht, daß nach seinen Erfahrungen die Leptolepis-Schwärme keine bestimmten Horizonte einzuhalten scheinen. Auch dieser Fall zeigt, wie notwendig es für die Lösung des Plattenkalkproblems ist, die Zahl der sorgfältigen Einzelbeobachtungen über das Vorkommen der Fossilreste in den Solnhofener Schiefern möglichst zu vermehren.

(17) Die Flora der Wealdenschichten, die ja zeitlich von jener des Tithons nicht weit verschieden ist, kann nicht in allen Elementen der Flora des Altmühlgebietes verglichen werden, weil es sich in der letzteren kaum um eine Sumpfwaldflora gehandelt haben kann. Neben älteren Untersuchungen über die Solnhofener Flora ist eine neuere Arbeit von H. SALFELD zu erwähnen: „Fossile Landpflanzen der Rhät- und Juraformation Südwestdeutschlands." — (Palaeontographica, Bd. LIV, 1906, p. 191.)

(18) Die wichtigsten Arbeiten über Archaeopteryx sind die folgenden: R. OWEN, On the Archaeopteryx of von Meyer, with a Description of a long-tailed Species from the Lithographic stone of Solenhofen. — (Philosophical Transactions Roy. Soc., London, CLIII, 1863, p. 33.)

W. DAMES, Über Archaeopteryx. — (Palaeont. Abhandl., Bd. II, 1884, p. 117.) — Über Brustbein, Schulter- und Beckengürtel der Archaeopteryx. — (Sitzungsber. kgl. preuß. Akad. d. Wiss., Berlin 1897, p. 818.)

W. P. PYCRAFT, The Wing of Archaeopteryx. — („Natural Science", Vol. V, 1894, No. 33, p. 350, No. 34, p. 437; Vol. VIII, 1896, No. 50, p. 261.)

O. ABEL, Die Vorfahren der Vögel und ihre Lebensweise. — (Verhandl. d. k. k. zool. bot. Ges. Wien, Bd. LXI, 1911, p. 144.)

E. H. HANKIN, The Development of Animal Flight. — (Aëronautical Journal, January 1912.)

F. STELLWAAG, Das Flugvermögen von Archaeopteryx. — (Naturwiss. Wochenschr., N. F., Bd. XV, Nr. 3, 1916.)

G. HEILMANN, Fuglenes Afstamning. — Kopenhagen 1916.

H. STEINER, Das Problem der Diastataxie des Vogelflügels. — (Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. LV (N. F., Bd. XLVIII), Jena 1917, p. 221.)

(19) O. ABEL, Neue Rekonstruktion der Flugsauriergattungen Pterodactylus und Rhamphorhynchus. — (Die Naturwissenschaften, Berlin, VII. Jahrg., Heft 37, 12. Sept. 1919, p. 661.)

(20) E. FRAAS, Thalassemys marina, E. Fraas, aus dem oberen weißen Jura von Schnaitheim nebst Bemerkungen über die Stammesgeschichte der Schildkröten. — (Jahreshefte d. Vereins f. vaterländ. Naturkunde in Württemberg. Jahrg. 1903, p. 72.)

(21) E. FRAAS, Die Meer-Crocodilier (Thalattosuchia) des oberen Jura unter spezieller Berücksichtigung von Dacosaurus und Geosaurus. — (Palaeontographica. — Bd. XLIX, 1902, p. 1.)

22) L. VON AMMON, Über jurassische Krokodile aus Bayern. — (Geognost. Jahreshefte, XVIII. Jahrg., München 1906, p. 55.)

CH. W. ANDREWS, A Descriptive Catalogue of the Marine Reptiles of the Oxford Clay. — Part II, London 1913.

IX. In der Holzmadener Bucht des süddeutschen Liasmeeres.

Unter den verschiedenen durch ihren meist großen Fossilreichtum berühmten Schichten des süddeutschen Jura gehören die schwarzen Schiefer des oberen Lias, die nach der QUENSTEDTschen Einteilung als Lias ε bezeichnet zu werden pflegen, zu den berühmtesten. Sie sind die Fundstätte der prächtigen, zum Teile noch mit der Haut erhaltenen Reptilien und Fische, die, durch die Meisterhand BERNHARD HAUFFS in Holzmaden präpariert, in fast alle großen Museen der Welt gelangt sind, und deren Reste in geradezu ungeheueren Mengen das Gestein füllen.

Die Gesteine des oberen Lias sind vorwiegend in Schieferform entwickelt. Die Schichtreihe der Schiefergruppe von Boll und Holz-



Fig. 441. Fucoides granulosum im „Seegrasschiefer" des oberen Lias (ε) von Holzmaden in Württemberg, in natürlicher Größe (Original im paläobiologischen Lehrapparate der Wiener Universität).

maden in Württemberg beginnt mit den sogenannten „Seegrasschiefern“, die von Tangresten erfüllt sind (Fig. 441). Wir haben also hier die Ablagerungen eines Flachmeeres zu erblicken, auf dessen Boden sich gewaltige Tangwälder weithin ausdehnten, und die, ebenso wie die Seegraswiesen der heutigen Meere, der Aufenthaltsort einer reichen Fauna gewesen sein müssen. Es scheint nicht, daß die Tangmassen von Strömungen hier zusammengetrieben worden sind.

Auser diesen „Seegrasschiefern“ haben wir jedoch auch noch andere Schichten in der dem oberen Lias zufallenden Gruppe von Schichten Württembergs zu unterscheiden. Einzelne Gesteinstypen werden als „Tafelfleins“ und „Schieferfleins“, die kalkigen, bituminösen Schichten als „Stinksteine“ unterschieden. Zu unterst liegt der Seegrasschiefer, darüber folgen der Tafel- und Schieferfleins, darüber der Stinkstein, und den Abschluß bilden Schiefer mit zahllosen Schalen der Muschelgattung Posidonomya (Posidonomyenschiefer).

In früherer Zeit waren namentlich die Brüche in der Gegend von Boll als die Fundstätte der Ichthyosaurier und Plesiosaurier sowie der anderen Wirbeltiere berühmt. Gegenwärtig werden die schönsten Reste in den HAUFFschen Steinbrüchen bei Holzmaden gefunden.

Der Betrieb dieser Steinbrüche reicht Jahrhunderte zurück. Außer bei Boll und Holzmaden wurden schon in alter Zeit die Schiefer bei Zell, Ohmden und Isingen abgebaut. Die Brüche liegen sehr seicht und sind höchstens 16 m tief; wo die Schiefer von einer Gesteinsschichte überlagert werden, die eine höhere Mächtigkeit als 8 m besitzt, hat sich der Abbau als nicht mehr lohnend erwiesen. Für die Industrie ist der reiche Fossilgehalt sehr störend, da nur die „reinen“ Schiefer technisch verwertbar sind. Sie wurden in früherer Zeit, heute lange nicht mehr in diesem Ausmaße, vorwiegend als Bodenbelagplatten benützt; die Verwendung als Tisch-, Dach-, Fenster- und Ofenplatten spielt gleichfalls keine bedeutende Rolle mehr. Die starke Ölführung eignet jedoch die Schiefer insbesondere zu ihrer Verwertung als Belagplatten für Pissoirs. Die Schichte, die die besten Platten liefert und deren Abbau allein den Betrieb rentiert, besitzt nur etwa 20 cm Mächtigkeit; die übrigen Schichten bilden einen in industrieller Hinsicht meist ganz wertlosen Abraum.

Schon vor langer Zeit galt jedoch auch der Abbau der Fossilreste als eine wertvolle Unterstützung der Ertragsfähigkeit der Steinbrüche. Sehr anschaulich schildert O. FRAAS (1) den Handel mit den Reptilresten des Liasschiefers von BOLL. „Auf einer Quadratrute Oberfläche“, schreibt O. FRAAS, „liegt durchschnittlich

ein „Thierle", wie der Arbeiter den Saurier nennt; bald liegt es im „Wilden" Schiefer, bald im „Fleins", bald im „Stein".

„Da liegen sie in ihren vieltausendjährigen Steinsärgen, von Schiefer dicht umhüllt, nur die rohen Umrisse erkennt man gleich den in Leinwand gewickelten Mumien. Man sieht den Kopf durchblicken, die Wirbelsäule, die Lage der Extremitäten, die ganze Länge des Tieres und raschen Blickes erkennt an dieser Form schon der



Fig. 442. Treibholz aus dem oberen Lias (ε) von Holzmaden in Württemberg, mit verschiedenen sessilen Organismen, hauptsächlich Muscheln, sowie 12 Exemplaren von Pentacrinus bewachsen. Größe der Platte: 2,50×2,60 m. Original im Senckenbergischen Museum zu Frankfurt a. M. (Photographie von Prof. Dr. F. DREVERMANN.)

Arbeiter, ob es ein Tier ist mit Flossen oder mit „Pratzen". Ist doch ein „Pratzentier" ums Dreifache mehr wert als eines mit Flossen. Aber nicht danach bloß richtet sich der Preis: das Wichtigste ist, wie und wo das Tier liegt, ob im festen, dauerhaften Fleins, was das erwünschteste ist, ob es Schwefelkies führt, was leider die schönsten Stücke oft unbrauchbar macht, und namentlich, ob am Stücke nichts fehlt, wenn die Platte durch das Schrämmen oder durch natürliche Abgänge entzwei ging.

„Bis zu 100 fl. wird für ein vollständiges Tier bezahlt. Der Arbeiter tut keinen Schritt zum Verkauf des Fundes, er stellt ihn ruhig zur Seite, weiß er doch, daß fast von Woche zu Woche die Käufer kommen, die Unterhändler der Kabinette und wissenschaftlichen Sammlungen. Kein Pferdehandel wird je mit solchem Eifer abgeschlossen, mit solchem Aufgebot aller Beredsamkeit und Entfaltung aller Künste und Kniffe als der Saurierhandel, und keiner erfordert neben genauer Kenntnis der Stücke so viele Schlauheit, um nicht, da ohnehin die Katze im Sacke gekauft wird, zu Schaden zu kommen. Kein Kauf endlich kommt zustande, ohne daß der Käufer noch die besondere Verpflichtung eingehen muß, mit verschiedenen Wein- und Mostflaschen dem gefallenen Helden eine Totenfeier zu veranstalten.

„Noch steht aber das schwierigste Geschäft bevor, es gilt jetzt den Saurier zu „putzen", d. h. ihn aus der Schieferhülle zu lösen und seine alten Knochen ans Licht der Sonne zu bringen. Nur Vertrauten darf solche Arbeit überlassen werden, eine unkundige Hand „schindet" das Tier. Monatelang dauert bei manchen die Arbeit, denn mehr mit Grabstichel und Nadel, als mit Hammer und Meißel

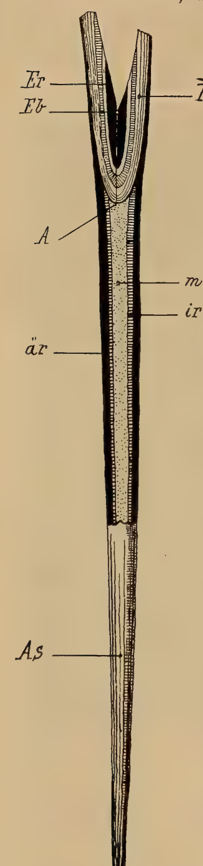


Fig. 443.

Fig. 443. Längsschnitt durch das Rostrum und die spießartige Verlängerung desselben von Cuspitheuthis acuarius, Schlotheim, aus dem oberen Lias (ε) von Holzmaden in Württemberg. Das Ende des Spießes ist nicht durchschnitten dargestellt, um die Längsfurchen zu zeigen. Etwa $^3/_4$ der natürlichen Größe. (Schematische Rekonstruktion von O. Abel, 1916.)

Er = Embryonalrostrum, *Eb* = Embryonalblase des Phragmokons, *R* = Rostrum, *A* = Ende der Apikallinie, *m* = „markige" Innenschicht des „Spießes". *ir* = innere Rindenschichten des „Spießes", *är* = äußere Rindenschicht des „Spießes" und des Rostrums, *As* = Außenschicht (*är*) des Spießes (mit den für unausgewachsene Exemplare bezeichnenden Längsstreifen, die im Laufe des Wachstums verschwinden.

muß das Gebirge vom Knochen genommen werden.

„Wer nicht selbst schon den Grabstichel geführt hat, versteht nichts von den Freuden, die den Kenner erfüllen, wenn er den Verlauf eines Knochens im Schiefer verfolgt und jeden Tag ein Stückchen, schließlich das harmonische Ganze des Tieres vor Augen liegt."

Die Saurierausbeute der Brüche von Holzmaden beträgt heute im Durchschnitte etwa 100 Stück im Jahre, von denen jedoch nur etwa der zehnte Teil in Präparation genommen wird. Die in den großen Museen zur Schau gestellten herrlichen Skelette von Ichthyosauriern und Plesiosauriern sind meist in einzelnen Bruchstücken aus dem Schiefer ausgehoben worden, die durch den Steinbruchsbetrieb allmählich freigelegt werden; sie werden später, wenn der Erhaltungszustand die mühsame Präparationsarbeit lohnt, zusammengesetzt und



Fig. 444. Harpoceras Lythense, Quenstedt, aus dem schwarzen Liasschiefer von Holzmaden in Württemberg (Lias ε). Der Sipho ist als schwarzes, kohliges Band, das in viele Stücke zerfallen ist, deren jedes einer Luftkammerlänge entspricht, gut erhalten. In der Wohnkammer viele kleine Ammoniten von verschiedener Größe (keine Embryonen!), die wahrscheinlich an den verwesenden Teilen des Harpoceras saßen. Unter ihnen auch eine kleine Discina, in der Nähe des Mundrandes. $^1/_2$ natürliche Größe. Original im Paläobiologischen Lehrapparate der Wiener Universität.

entweder mit Hammer und Meißel oder mit der Präpariernadel unter der Binokularlupe vom anhaftenden Gesteine befreit. Wie mir Herr B. HAUFF gelegentlich meines Besuches in Holzmaden mitteilte, ist das Vorhandensein der erhaltenen Haut bei einem noch nicht auspräparierten Exemplar dadurch kenntlich, daß bei der Befeuchtung des Stückes mit Wasser sich die Umrisse der Haut deutlich abzeichnen, weil der Schiefer das Wasser viel rascher einsaugt als die Gesteinspartien, welche die Haut überdecken.

In diesen Schiefern sind die Reste von Ichthyosauriern am häufigsten anzutreffen. Viel seltener sind die Reste der Plesiosaurier, worauf schon O. FRAAS in seiner oben mitgeteilten Schilderung hingewiesen hat; das Verhältnis der Funde dieser beiden Reptiliengruppen hat sich auch nach Erschließung der neuen Brüche nicht geändert. Sehr selten findet man die eigentümlichen langschnauzigen Meereskrokodile der Gattungen Mystriosaurus und Pelagosaurus und am seltensten sind die Funde von Flugsauriern (Dorygnathus und Campylognathus), die einen dementsprechend hohen Verkaufswert besitzen. Fische gehören zu häufigen Funden, ebenso die Reste von prächtigen Seelilien (Pentacrinus) (Fig. 442) und von Belemniten (Cuspiteuthis acuarius) (Fig. 443). Unter den Muscheln ist die den obersten Schieferhorizont bezeichnende Posidonomya Bronni, eine kleine, flachschalige Muschel, geradezu als ein „Leitfossil" zu betrachten; daneben finden sich zahlreiche Ammoniten der Gattungen Harpoceras (Fig. 444), Lytoceras und Coeloceras. Tintenfische (Fig. 445) sind nicht selten; das feinkörnige Gestein hat die Erhaltung einzelner Exemplare mit vollständigem Mantel, Kopf, Augen, Fangarmen und dem Tintenbeutel ermöglicht, dessen Inhalt, zu einer gagatartigen Masse verändert, noch erhalten ist. Krebse gehören zu den größten Seltenheiten.



Fig. 445. Schulp von Belotheuthis subcostatus, Münster, aus dem oberen Lias von Holzmaden in Württemberg, von der Dorsalseite gesehen. 1/2 natürliche Größe. (Nach F. A. QUENSTEDT, aus E. STROMER.)

Der außerordentliche Reichtum der Liasschiefer Württembergs an den Resten der großen Saurier hat schon frühzeitig Aufmerksamkeit erregt. Man hat daran gedacht, daß es sich um eine Meeresbucht handelt, in die ähnlich, wie wir dies vom „Walfriedhof" in Antwerpen aus der Miozänzeit geschildert haben, Leichen von auf der Hochsee verendeten Tieren in großen Mengen eingeschwemmt und fossil geworden sind. Keinesfalls kann der Begräbnisort der zahlreichen Wirbeltiere in den Schiefern von Holzmaden durch einen enormen Reichtum dieser Meeresbucht an dort heimisch gewesenen Tieren erklärt werden; es scheinen jedenfalls eigenartige Verhältnisse vorzuliegen, die zu

einer lokalen Anhäufung so großer Mengen von wahrscheinlich ortsfremden Tierleichen geführt haben.

Für die Beurteilung dieses Problems ist der starke Bitumengehalt der Schiefer von besonderer Wichtigkeit.

Derartige bituminöse Schichten setzen ganz eigenartige Ablagerungsverhältnisse voraus, da sich in normalen, d. h. offenen Meeren keine Schichten ablagern können, die einen so enormen Gehalt an fauligen Substanzen besitzen, daß aus ihnen eine so starke Anreicherung von Bitumen entstehen könnte, wie ihn die Posidonomyenschiefer des süddeutschen Lias besitzen.

Die Poller der norwegischen Fjorde zeigen in der Gegenwart, wie FRITZ DREVERMANN hervorgehoben hat, Erscheinungen, die uns das Mittel in die Hand geben, um die Bildung der bituminösen Schiefer des süddeutschen Lias verstehen zu können (2). Schon früher hatte J. F. POMPECKJ (3) einen Vergleich mit den Verhältnissen des Schwarzen Meeres durchgeführt.

E. FRAAS hatte den Versuch gemacht, den großen Bitumengehalt der Liasschiefer durch Solfatarentätigkeit zu erklären. Diese Hypothese ist als unhaltbar von POMPECKJ verworfen worden. Auch die Annahme E. KOKENs von der zeitweiligen Schlammzufuhr und die Theorie GUEMBELs von der starken Trübung des in der süddeutschen Bucht stehenden Meerwassers vermochte keine befriedigende Erklärung der Verhältnisse zu geben. Am befriedigendsten blieb bisher der Vergleich mit dem Schwarzen Meere.

Das Schwarze Meer trägt an seiner Oberfläche eine Süßwasserdecke. In dieser Oberflächenschicht ist das Wasser des Schwarzen Meeres sehr fischreich; unter dieser Süßwasserschichte ist es ein „Reich des Todes.“

Die Tiefen entbehren der für die normale Durchlüftung des Meerwassers nötige Menge von Sauerstoff; daher kann sich kein Tierleben in diesen tieferen Schichten des Schwarzen Meeres entwickeln. Die Barre, die das Schwarze Meer von der offenen See trennt, verhindert ein Abströmen der immer salzreicher werdenden Wassermassen. Dazu kommt, daß diese Schichten durch Schwefelwasserstoff vergiftet sind, der aus der Zersetzung der aus den oberen Schichten herabsinkenden organischen Reste sowie unter Mitwirkung von Schwefelbakterien hervorgeht. Daneben findet eine Ausscheidung von Kalk statt. Ausgesprochene Grundbewohner können in diesen vergifteten, luftlosen und übersalzenen Wasserschichten nicht leben.

Die Ablagerungen, die sich heute auf dem Grunde des Schwarzen Meeres bilden, bestehen der Hauptsache nach aus sehr feinkörnigem, blauem oder schwarzem Schlick oder feinem Ton. Der Gesteins-

charakter der Posidonomyenschiefer des süddeutschen Lias stimmt mit dem Charakter der Schlicke auf dem Boden des Schwarzen Meeres durchaus überein.

Den Posidonomyenschiefern des östlichen Bayern sind sandige Schiefer und Sandsteine eingeschaltet, die gegen eine Abschnürung von der offenen See zu sprechen scheinen. Indessen läßt sich dieses Vorkommen von sandigen Einschaltungen, wie POMPECKJ gezeigt

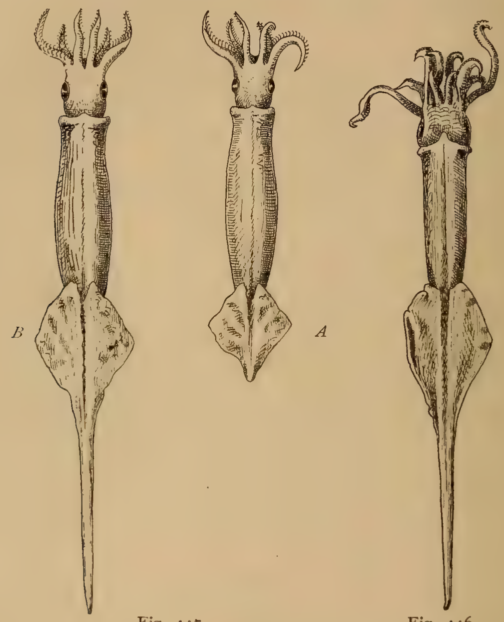


Fig. 447. Fig. 446.

Fig. 446. Loligo media, L., Golf von Neapel (Länge etwa 20 cm).

Fig. 447. Rekonstruktion von Cuspiteuthis acuarius, Schloth. (vgl. Fig. 442), *A* vor dem Ansatz des „Spießes", *B* nach dem Ansatze desselben. Die Sechszahl der Arme ist nach Analogie der im englischen Lias gefundenen Exemplare von Belemnites spec. angenommen. (Nach O. ABEL, 1916.)

hat, dadurch erklären, daß ja auch im Schwarzen Meere im Bereiche der Deckschichte des süßen Wassers Sande und andere Küstensedimente abgelagert werden. Es scheinen daher diese Teile des Liasschiefermeeres, in denen sich sandige Einlagerungen vorfinden, in größerer Küstennähe als die typischen Posidonomyenschiefer Schwabens gebildet worden zu sein.

Nun werden wir allerdings nicht annehmen dürfen, daß das Meer des Liasschiefers ein so tiefes Becken wie der heutige Sack

des Pontus gewesen ist. Wir kennen aber aus Norwegen Erscheinungen, die sich mit denen im Bereiche des Schwarzen Meeres vergleichen lassen, ohne daß es sich hier um ein tieferes Meer handeln würde; das sind die Poller (4), seichte Strandbecken, die von Süßwasser überdeckt sind, und in den unteren Teilen der Wasserschichten eine schwefelhältige Faulschicht enthalten, die das normale Tierleben unmöglich macht, während die höheren Schichten dieser Poller ein reiches Tierleben, namentlich Austern, beherbergen. Die Fischfauna der norwegischen Poller ist allerdings sehr ärmlich, denn außer Stichlingen können fast keine anderen Fische in ihnen gedeihen.

Wenn das Liasmeer Schwabens einem solchen Poller gleichgestellt wird, so ist damit noch nicht die Frage gelöst, auf welche Weise die Anhäufung der zahlreichen Tierreste in den aus der Verhärtung des Faulschlammes zu bituminösen Schiefern und Stinksteinen hervorgegangenen Gesteinen zu erklären ist.

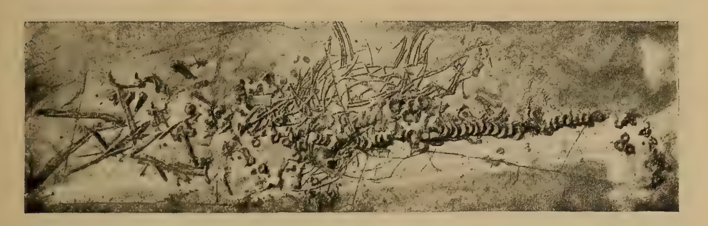


Fig. 448. Stark zerstörter, schon im Zustande vorgeschrittener Verwesung fossil gewordener Ichthyosaurus, aus dem schwarzen Schiefer des oberen Lias von Holzmaden. Original im Senckenberg-Museum zu Frankfurt a. M. (Nach F. DREVERMANN.)

F. KOENIG (5) hat die Vermutung ausgesprochen, daß vielleicht Einwanderungen in die Poller des schwäbischen Liasmeeres in ähnlicher Weise stattgefunden haben, wie sich heute Millionen von Fischen unter Einwirkung eines stürmischen Wandertriebes zu geschlossenen Massen vereinigen und in die engen Fjorde eindringen. So würden also nach KOENIGs Ansicht möglicherweise Fischzüge in die seichten Poller des Liasmeeres gelangt sein, denen die räuberischen Saurier folgten, oder es drangen große Schwärme von Cephalopoden in die seichten Uferbuchten vor.

Es ist keineswegs sicher, daß die submarinen Tangwälder des Liasmeeres, die sich auf den zu den „Posidonienschiefern“ gewordenen Schlammgründen ausdehnten, die stete Heimat der Belemniten vom Anpassungstypus der lebenden Loligo media (Fig. 446) gewesen sind, wenn auch Cuspiteuthis acuarius (Fig. 447), wie ich 1916 in meiner „Paläobiologie der Cephalopoden“ zu zeigen versucht habe, durchaus dem Typus der lebenden Loligoart des Mittelmeeres ent-

spricht, welche in den Seegraswiesen jagt. Bei einem Besuche der Fundorte bei Holzmaden hat mich Herr Dr. B. HAUFF darauf aufmerksam gemacht, daß die langen „Spieße“ der Acuarien (Cuspiteuthis acuarius) in einem dünnen Horizont zwar in großen Mengen vorkommen, wovon ich mich durch Augenschein zu überzeugen Gelegenheit hatte, daß sie aber sonst äußerst selten zu finden sind. Wir werden jedoch vielleicht die hier so gehäuften Belemniten nicht als die Überreste von ständigen Bewohnern des Gebietes anzusehen haben, in dem sie heute liegen, sondern es ist viel wahrscheinlicher, daß es sich um fossil gewordene große Schwärme von Tieren handelt, die geschlossen zur Laichzeit an die Küsten drängten und hier in ungeheuren Mengen verendeten, so wie dies auch für die „Belemnitenschlachtfelder“ an anderen Fundstellen im süddeutschen Lias gelten dürfte, wie ich 1916 zu zeigen versucht habe (6). Solche Erscheinungen spielen sich auch noch in der Gegenwart ab. Dosidicus gigas d'Orbigny, dessen eigentliche Heimat die Hochsee in großer Entfernung von der Küste ist, erscheint im Februar und März in großen Scharen an der Westküste Südamerikas und durch die Brandung werden alljährlich ungeheuere Mengen dieses Cephalopoden an die Küste geworfen (7). Ähnliche Beobachtungen sind an einem anderen lebenden Dibranchiaten, Loligo Pealei, gemacht worden; dieser Cephalopode nähert sich, den Laichschwärmen des Maifisches folgend, zu gewissen Zeiten in gewaltigen Schwärmen der Ostküste Nordamerikas (8), und es gehen dabei Millionen von Exemplaren durch Stranden zugrunde. An solche Vorgänge werden wir denken müssen, wenn es sich darum handelt, die lokale Anhäufung von Belemniten in den „Belemnitenschlachtfeldern“, wie sie QUENSTEDT nannte, zu erklären.

Die Anwesenheit zahlreicher Reste von Meeresreptilien in den Liasschiefern Schwabens läßt sich aber auch dadurch erklären, daß die Tiere nicht l e b e n d in dieses Gebiet gelangt sind, sondern als L e i c h e n eingeschwemmt wurden. Für diese Frage scheint mir von Belang zu sein, daß eine verhältnismäßig große Zahl stark zerstörter Leichen in den Schiefern fossil wurde (Fig. 448); von den etwa 100 Ichthyosauriern, die in den Schieferbrüchen von Holzmaden in einem Jahre gefunden werden, werden ja nur die schönsten und vollständigsten Exemplare präpariert und die zerfallenen Skelette nur sehr selten der mühsamen und bei der schlechten Erhaltung wenig lohnenden Präparationsarbeit unterzogen, so daß man aus der Zahl der schön erhaltenen Stücke, die in die Museen gelangen, kein richtiges Bild von dem d u r c h s c h n i t t l i c h e n Erhaltungszustand der Skelette erhält. Vielleicht ist es aber möglich, das Vorhandensein der guterhaltenen Skelette verschiedener Wirbeltiere

dadurch zu erklären, daß diese nach dem Eindringen in den Poller verendeten, weil sie die trennende Barre nicht mehr überspringen konnten, über die sie vielleicht bei Flut gelangt waren, während die Flutwellen auch eine Anzahl toter und bereits stark verwester Tiere über die Barre in den Poller einschwemmten, wo sie zusammen mit den infolge der Faulschlammbildung und anderer lebensfeindlicher Umstände verendeten, aber noch lebend in diese Region gelangten Tieren niedersanken und auf dem Boden des Pollers vor weiterer Zerstörung geschützt wurden. Zu einer Zeit der Faulschlammbildung mußten die verschiedenen aasfressenden Tiere wie Krebse usw. gefehlt haben, so daß die Kadaver fast in demselben Zustande, in dem sie auf den Schlammboden niedersanken, fossil werden konnten.

Wir werden uns daher wohl kaum vorstellen dürfen, daß das schwäbische Liasmeer von einer so großen Zahl von Ichthyosauriern

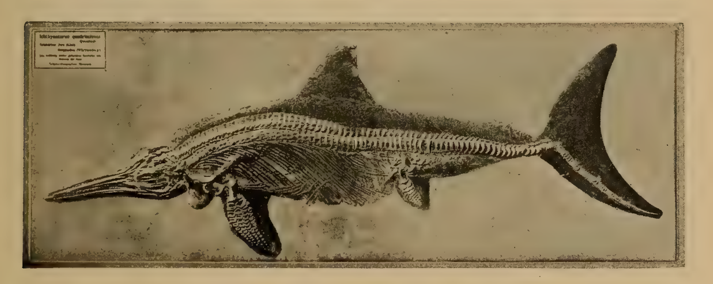


Fig. 449. Ein mit der Hautbekleidung erhaltener Ichthyosaurier, Stenopterygius quadriscissus, Quenstedt, aus dem oberen Lias von Holzmaden in Württemberg. Länge 2,10 m, Spannweite der Schwanzflosse 0,61 m, Höhe einschließlich der Rückenflosse 0,72 m. Original im Museum der Senckenbergischen Gesellschaft zu Frankfurt a. M.

auf so kleinem Raume bevölkert war, wie es uns die Fossilreste vortäuschen, die in den schwarzen Schiefern von Holzmaden, Boll und den anderen Ichthyosaurierfundorten liegen. Es sind hier wahrscheinlich ebensolche Einschwemmungen anzunehmen, wie wir sie heute in der Bucht von Biscaya kennen, wo zahllose Walleichen von der Meeresströmung angetrieben werden und in der Nähe der Küste zu Boden sinken, oder wie wir es nach Analogie dieses Falles für den „Walfriedhof" von Antwerpen aus der oberen Miozänzeit oder für die Fundstelle der Wale und Robben in der Miozänbucht von Heiligenstadt und Nußdorf in Wien und für viele andere berühmte Fundpunkte anzunehmen haben. Der Unterschied liegt nur darin, daß nicht nur Leichen angetrieben wurden, sondern daß aller Wahrscheinlichkeit nach auch zahlreiche lebende Tiere in die

Bucht gelangten und hier verendeten, so wie ja auch heute noch sehr häufig Wale sich in seichtere Küstenbuchten verirren und hier verenden, weil sie nicht mehr das offene Meer gewinnen können.

Die große Zahl wohlerhaltener Ichthyosaurusskelette, die in den Schiefern Schwabens gefunden worden sind, versetzt uns in die Lage, über die Organisation dieser Reptilien, ihre Bewegungsart und Nahrungsweise ein sehr gutes Bild zu gewinnen (Fig. 449). Seitdem wir auch noch das Hautkleid dieser Tiere kennen gelernt haben, ist uns auch die äußere Erscheinung der Ichthyosaurier des Liasmeeres so gut bekannt, daß wir sie zu den am vollständigsten bekannten fossilen Tieren zählen dürfen. Nur aus Holzmaden und aus den lithographischen Schiefern Bayerns kennen wir die Haut

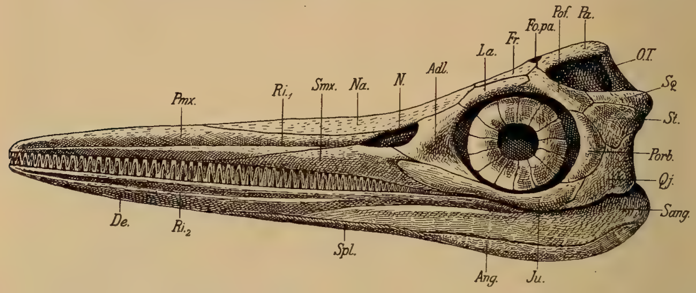


Fig. 450. Rekonstruktion des Schädels von Stenopterygius acutirostris, Owen, einem Ichthyosaurier aus dem oberen Lias von Holzmaden in Württemberg. Schädellänge 1,28 m. (Nach O. ABEL, 1919.)

Adl. = Adlacrymale. *Ang.* = Angulare. *De.* = Dentale. *Fr.* = Frontale. *Fo. pa.* = Foramen parietale. *Ju.* = Jugale. *La.* = Lacrymale. *N.* = Nasenöffnung. *Na.* = Nasale. $Ri._1$ = obere Kieferrinne. $Ri._2$ = untere Kieferrinne. *O. T.* = Obere Temporalgrube. *Pa.* = Parietale. *Pmx.* = Praemaxillare. *Pof.* = Postfrontale. *Porb.* = Postorbitale. *Qj.* = Quadratojugale. *Sang.* = Supraangulare. *Smx.* = Supramaxillare. *Sq.* = Squamosum. *St.* = Supratemporale. *Spl.* = Spleniale.

selbst oder die Abdrücke der Haut und da auch der Mageninhalt sowie der Inhalt der Leibeshöhle bei sehr zahlreichen Ichthyosauriern erhalten geblieben ist, so können wir auch aus diesen Resten erschließen, was wir sonst nur durch Analogieschlüsse ermitteln könnten, daß die Ichthyosaurier hauptsächlich von Cephalopoden gelebt haben, daneben aber auch Junge ihrer Art und wahrscheinlich auch Fische nicht verschmäht haben.

Die große Ähnlichkeit der Ichthyosaurier mit der allgemeinen Körpergestalt der Delphine hat vor 10 Jahren STEINMANN zu der von den morphologisch geschulten Paläozoologen einmütig abgelehnten Meinung verführt, daß sie als die Ahnen der Delphine anzusehen seien. Davon kann bei der durchgreifenden Verschiedenheit des Körperbaues der Ichthyosaurier und der Delphine keine

Rede sein. Sie stellen eine von Landreptilien abgestammte, einseitig an den Aufenthalt im Meere angepaßte Gruppe dar, die nur durch gleichartige, „konvergente“ Anpassungserscheinungen mit den Delphinen eine äußerliche Ähnlichkeit aufweist, ohne daß sich jedoch der geringste morphologische Anhaltspunkt für eine engere genetische Verknüpfung zwischen ihnen und den Walen nachweisen ließe. Es bedarf somit die gänzlich verunglückte Hypothese STEINMANNs keiner ernstlichen wissenschaftlichen Widerlegung mehr.

Die äußere Ähnlichkeit zwischen den Delphinen und den Ichthyosauriern betrifft zunächst die Körperform. Beide Typen sind nach dem Lokomotionsprinzip des Torpedos gebaut, besitzen am Hinterende des Körpers einen Lokomotionsapparat, weisen eine Umformung der Gliedmaßen zu Flossen auf, tragen auf dem Rücken eine dreieckige Hautflosse, haben eine gänzlich nackte Haut mit nur wenigen Rudimenten von härteren Epidermalbildungen an den Vorderrändern der Flossen, weisen eine Verlegung der Nasenlöcher gegen das Schädeldach zu auf, und stellen somit den Typus eines



Fig. 451. Ein lebender Flußdelphin (Pontoporia s. Stenodelphis Blainvillei), von der Mündung des Rio de la Plata, Argentinien, zum Vergleiche seiner allgemeinen Körperform mit der eines Ichthyosauriers. (Nach H. BURMEISTER.)

„fusiformen“, fischähnlichen Schwimmtieres unter den höheren Wirbeltieren dar, nur mit dem Unterschiede, daß er in dem Falle der Ichthyosaurier von einem Reptilstamme, im Falle der Delphine von einem Stamme der Säugetiere, und zwar von den Raubtieren erreicht wurde.

Die Untersuchung des Skelettbaues zeigt sofort die großen Gegensätze, die zwischen den Walen und den Ichthyosauriern bestehen.

Vor allem unterscheiden sich die Ichthyosaurier von den Walen durch den Besitz einer vertikalen Schwanzflosse (Fig. 449, 455), während die Wale eine horizontale Endflosse besitzen (Fig. 451).

Bei den Ichthyosauriern setzt sich die Wirbelsäule in derselben Weise wie bei den jurassischen Meereskrokodilen in den unteren Lappen der Schwanzflosse fort und bildet eine Versteifung der Schwanzflosse, die den Walen fehlt. Es liegt hier also eine vollkommen divergente Lösung desselben mechanischen Problems vor, das bei den Walen und Sirenen durch die Ausbildung einer hori-

zontalen, bei den Ichthyosauriern und Meereskrokodilen aber durch die Ausbildung einer vertikal stehenden Schwanzflosse wie bei den Haifischen oder bei den Knochenfischen gelöst wurde (9).



Fig. 452. Junges Exemplar von Stenopterygius sp. (vgl. Fig. 449), aus dem oberen Lias von Holzmaden in Württemberg. Das kaum 1 m lange Exemplar besitzt einen im Verhältnisse zu den erwachsenen Exemplaren viel größeren Kopf. $^1/_7$ der natürlichen Größe. (Nach einer Photographie von B. HAUFF).

Mit dieser verschiedenartigen Lösung des Problems eines endständigen Lokomotionsapparates steht auch die Ausbildung der Steuerorgane des Körpers in engstem Zusammenhang.

Bei den Walen sind die hinteren Gliedmaßen, äußerlich wenigstens, vollständig verloren gegangen und nur in den Weichteilen finden sich noch kümmerliche Reste der hinteren Gliedmaßen, z. B. beim Grönlandswal (Balaena) oder beim Finwal (Balaenoptera) oder beim Pottwal (Physeter), während bei der Mehrzahl der Wale die Hinterbeinrudimente vollkommen verschwunden sind und nur noch kümmerliche Reste des Beckens, welche in Beziehung zu den Geschlechtsorganen stehen, die Abstammung der Wale von Vorfahren mit funktionellen Hinterbeinen beweisen. Sie waren daher bei den Walen als Steuerorgane bedeutungslos; dagegen finden sich vor der Schwanzflosse mehr oder weniger deutlich ausgebildete, vertikal stehende Hautkiele entwickelt, welche als richtunghaltende Kiele, als „Steuerkiele“, funktionieren. Bei den Seekühen oder Sirenen, die keine schnellen Schwimmer sind, ist weder auf der Rückenseite noch auf der Bauchseite ein derartiger Kiel ausgebildet.

Dagegen ist bei schnellschwimmenden Fischen, die nach dem Torpedotypus gebaut sind, wie z. B. beim Thunfisch (Thynnus) oder bei der Makrele (Scomber) ein horizontalstehender Hautkamm an beiden Körperseiten von der Schwanzflosse ausgebildet und das gleiche ist auch bei einigen schnellschwimmenden Haifischen, z. B. bei Lamna cornubica, der Fall.

Bei den Ichthyosauriern fehlen dagegen die vertikalen oder horizontalen Hautkiele vor der Schwanzflosse. Die Funktion derselben wird hier jedoch von den Hinterflossen übernommen, die stets kleiner sind als die Vorderflossen und mitunter einen sehr hohen Reduktionsgrad aufweisen können, wie bei Ophthalmosaurus, ohne jedoch jemals gänzlich zu fehlen (Fig. 452).

Von allen Nachkommen terrestrischer Wirbeltiere, die sekundär das Leben im Wasser mit dem Landleben vertauscht haben und bei denen die Gliedmaßen zu Flossen umgeformt worden sind, hat die

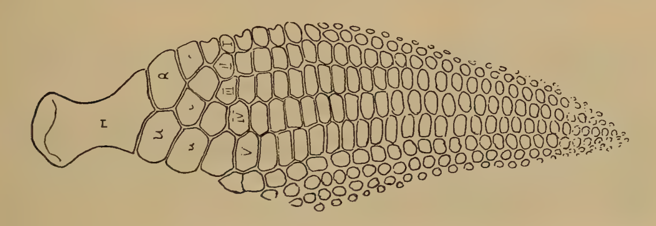


Fig. 453. Rechte Vorderflosse von Eurypterygius communis, Conyb. var. hyperdactyla, Jaekel, ein Ichthyosaurier aus dem unteren Lias von Lyme Regis in England. Original im Stuttgarter Naturalienkabinett. (Nach O. JAEKEL.)

Flosse der Ichthyosaurier die durchgreifendste Umbildung erfahren. Bei den Sirenen, Robben und Walen unter den Säugetieren, den Plesiosauriern, Meereskrokodilen, Seeschildkröten, Mosasauriern usw. sind die Elemente des Unterarmes oder, wenn die Hinterbeine als Flossen ausgebildet sind, auch die des Unterschenkels zwar von der Umformung betroffen, aber in keinem Falle so stark verändert worden wie die Unterarmknochen und Unterschenkelknochen der Ichthyosaurier. Bei den ältesten Ichthyosauriern, die wir aus der Triasformation kennen (z. B. Mixosaurus), sind die Unterarmknochen in ihrem Umformungsgrad denen der Wale noch am ähnlichsten, aber bei den Liasichthyosauriern (Fig. 453) ist die Umformung der knöchernen Skelettelemente der Flossen bereits soweit vorgeschritten, daß wir Mühe haben, bei stark zerstörten Skeletten, deren Flossenknochen wirr durcheinandergemengt im Gestein liegen, die einzelnen Elemente richtig zu orientieren. Schließen wir die verschiedenen Stücke, die eine polygonale Gestalt aufweisen, aneinander, wie wir

die einzelnen Steine eines Geduldspieles zusammenfügen, so können wir die Knochen des Unterarmes an die Gelenkflächen des Oberarmknochens und die drei obersten Handwurzelknochen noch am leichtesten wieder aneinanderpassen, aber schon die weiter anschließenden distalen Carpalia, d. h. die Knochen der unteren Reihe der Handwurzel, unterscheiden sich in so geringfügiger Hinsicht von den übrigen Flossenknochen, daß wir nur aus ihren Umrissen und ihrer Größe ihre beiläufige Lage in der Flosse bestimmen können. Dazu kommen zahlreiche neuentstandene Knochen, die eine genaue Bestimmung ihrer richtigen Lage nur dann ermöglichen, wenn wir wohlerhaltene Flossen zum Vergleiche heranziehen können.

Die Flossen der Ichthyosaurier sind nach zwei gänzlich verschiedenen Typen gebaut. Bei der ersten Type ist die Flosse schmal und lang und es erscheint die Fingerzahl verringert; das ist schon bei der triadischen Gattung Merriamia der Fall. Bei der zweiten Type ist dagegen die Flosse kurz und breit und es ist



Fig. 454. Schädelskelett von Eurhinosaurus longirostris aus dem Lias von Holzmaden in Württemberg. Original im Berliner Museum. (Nach einer Photographie von B. Hauff in Holzmaden.)

eine Vermehrung der Fingerzahl eingetreten, eine Erscheinung, die man als „Polydaktylie“ bezeichnet (Fig. 453). In beiden Fällen ist jedoch die Zahl der Knöchelreihen in jedem einzelnen Fingerstrahl im Verhältnisse zu den terrestrischen Wirbeltieren bedeutend erhöht und man spricht in diesem Falle von einer „Hyperphalangie“ der Ichthyosaurierflosse. Daraus geht hervor, daß die Gattung „Ichthyosaurus“ ganz verschiedene Stammeslinien umfassen muß, die durch verschiedene Gattungen repräsentiert werden. Man geht daher von der noch aus früherer Zeit stammenden Gewohnheit, alle Ichthyosaurier unter einem einzigen Gattungsnamen, nämlich als Arten der Gattung Ichthyosaurus zusammenzufassen, mehr und mehr ab und gewöhnt sich daran, die verschiedenen Typen dieses viel formenreicheren Stammes, als dies vielfach angenommen wird, unter verschiedenen Namen (z. B. Stenopterygius, Eurypterygius, Eurhinosaurus) zu unterscheiden. So stellt z. B. auch die Gruppe der älteren Ichthyosaurier der Triaszeit (z. B. Mixosaurus, Cymbospondylus,

Merriamia) eine Vorstufe der Juraichthyosaurier dar, die infolge ihrer zum Teil weit primitiveren Merkmale auch schon durch die Namenunterscheidung von den Juraformen unterschieden werden muß (Fig. 454); ebenso bildet der zahnarme Stamm der Ichthyosaurier des oberen Jura (Ophthalmosaurus) eine scharf unterscheidbare Gruppe. Dazu kommt, daß wir auch innerhalb der Liasichthyosaurier Formen von sehr verschiedenen Spezialisationsrichtungen unterscheiden müssen. Nicht alle Ichthyosaurier besitzen gleichlange Schnauzen, sondern das Verhältnis der Schnauzenlänge zum Schädel ist bei den einzelnen Liastypen mitunter sehr verschieden. Der häufigste Ichthyosaurier des schwäbischen Lias, I. quadriscissus, weist in den Dimensionen seiner Kiefer ebenso wie I. acutirostris eine große Ähnlichkeit mit den lebenden Delphinen auf, aber neben ihm kommt, freilich viel seltener, eine Type vor, bei der der zahnlos gewordene Zwischenkiefer das Vorderende des Unterkiefers weit überragt. Dies ist die Gattung Eurhinosaurus (Fig. 454), die ich so genannt habe (10), um schon in der Benennung zum Ausdrucke zu bringen, daß das Verhältnis der Kiefer zueinander eine auffallende Ähnlichkeit mit den Kieferformen der Gattung Eurhinodelphis, einem Zahnwal aus dem oberen Miozän von Antwerpen, besitzt. Auch hier überragt der zahnlos gewordene Zwischenkiefer das Vorderende des Unterkiefers um ein beträchtliches Stück. In beiden Fällen ist wahrscheinlich die Funktion dieser Schnauzenverlängerung dieselbe gewesen; vermutlich haben beide Formen mit ihren Schnauzen die Tangwälder seichterer Meeresteile durchpflügt und in ihnen nach Fischen, Krebsen, Cephalopoden und anderen Bewohnern der submarinen Tangregion gejagt. Auch hier liegt aber kein Zeichen für eine engere Verwandtschaft, sondern nur ein sehr schönes Beispiel einer konvergenten Anpassung an die gleiche Ernährungsart vor.

Finden wir in einigen der bisher besprochenen Merkmale des Skelettbaues Ähnlichkeiten zwischen den Walen und Ichthyosauriern, so bildet die Form der Wirbel ein Merkmal, das die Ichthyosaurier mit den Fischen zu verknüpfen scheint. In beiden Gruppen ist die Gestalt der Wirbel fast übereinstimmend; der Wirbelkörper hat die Gestalt eines Damenbrettsteins mit trichterförmig vertieften Endflächen, so daß er an eine sehr niedere Sanduhr erinnert. Die Verkürzung der Wirbelkörper ist auch bei den Walen, wenn auch nicht bei allen (z. B. mit Ausnahme der Ziphiiden) zu beobachten, nur kommt es bei ihnen nicht zu der Ausbildung der trichterförmigen Vertiefungen der Endflächen.

Bei den torpedoförmig gebauten Meerestieren wird die Nahrung nicht unter Abbiegung des Halses aufgenommen, sondern der ganze Körper wird in die Richtung gestellt, nach welcher das Tier strebt,

so daß die Bewegungsrichtung mit der Körperachse zusammenfällt. Aus diesem Grunde ist bei den marinen Walen der Hals verkürzt, da eine Abbiegung desselben nicht mehr stattfindet, dagegen finden wir bei den flußbewohnenden Delphinen, d. i. bei Pontoporia (= Stenodelphis) aus dem Rio de La Plata (Fig. 451), bei Inia aus dem Amazonenstrom und bei Platanista, dem blinden Flußdelphin des Ganges, die Halswirbel zwar verkürzt, aber noch frei, so daß der Hals bei diesen Tieren abgebogen werden kann, um das Gründeln zu ermöglichen. Auch der Narwal (Monodon) und der Weißwal (Beluga) sind Tiere, die noch freie Halswirbel besitzen, außer den Finwalen (Balaenopteriden) die einzigen lebenden Wale, bei denen die Halswirbel vollkommen getrennt bleiben. Dies hängt wohl damit zusammen, daß sowohl der Weißwal als auch der Narwal sich hauptsächlich von grundbewohnenden (benthonischen) Tieren, besonders von Schollen oder Rochen ernähren, die man häufig in ihren Mägen findet. Bei der Beluga wird auch fast immer Sand im Magen gefunden. Daraus erklärt es sich, warum bei diesen Walen die Halswirbel noch frei sind, weil auf diese Weise ein Abbiegen des Halses beim Gründeln noch, wenn auch jedenfalls nicht mehr in dem Maße wie bei dem miozänen, langschnauzigen und langhalsigen Eurhinodelphis aus dem oberen Miozän Belgiens und Nordamerikas möglich ist; bei den Finwalen sind die Körper der Halswirbel zwar noch frei, aber so stark verkürzt, daß sie den Hals nicht mehr abbiegen können und dies ist auch bei der fast ausschließlichen Fischnahrung dieser Wale nicht mehr notwendig. Bei den übrigen Walen findet neben der Verkürzung der Halswirbel auch ihre Verschmelzung statt, die den höchsten Grad bei den Glattwalen (Balaeniden) erreicht, bei denen die Halswirbel zu einer unförmlichen Masse verschmolzen sind; in geringerem Grade begegnen wir dieser Verschmelzung der Halswirbel bei den echten Delphinen, bei denen meist nur die vorderen zwei, drei, oder mehr Wirbel miteinander verwachsen. Bei Hyperoodon, dem Dögling, erreicht die Verschmelzung den höchsten Grad, da bei ihm auch noch der erste Brustwirbel in den unbeweglichen Komplex mit einbezogen ist.

Die gleichen Verschmelzungserscheinungen zeigen auch die Halswirbel der Ichthyosaurier, doch sind hier höchstens drei Wirbel miteinander vereinigt. Auch bei ihnen ist diese Erscheinung als eine Folge der Ernährungsart anzusehen, bei der nicht nur der Schädel in die Richtung der Beute gebracht, sondern überhaupt der ganze Körper in die Bewegungsachse gestellt wird. Meist betrifft die Verschmelzung nur die beiden vordersten Halswirbel (Atlas und Epistropheus), aber diese Verschmelzung genügt, um eine Abbiegung des Halses gegen die übrige Wirbelsäule fast unmöglich zu machen.

Der Schultergürtel ist sehr kräftig entwickelt. Zwischen die breiten, plattenförmigen Coracoide schiebt sich ein T-förmiges, unpaariges Mittelstück, das Episternum oder die Interclavicula ein, welche die Coracoide mit den beiden Claviculae verbindet. Die Scapula ist relativ klein, ist aber gegen das Oberarmgelenk zu verdickt und verbreitert. Ursprünglich war auch das Becken sehr kräftig entwickelt und bestand, wie die ältesten bekannten Ichthyosaurier der Trias zeigen, aus dem sehr breiten und flachen Pubis, dem gleichfalls plattenförmigen, großen Ischium und einem verhältnismäßig kleinen Ilium. Bei den jüngeren Formen wird die Verbindung des Beckens mit der Wirbelsäule immer lockerer und es kommt zu einer Reduktion des Pubis und des Ischium; schließlich tritt, z. B. bei Ophthalmosaurus icenicus aus dem oberen Jura Englands, eine Verschmelzung der beiden unteren Beckenelemente (Pubis und Ischium) ein, während das Ilium seine Verbindung mit der Wirbelsäule gänzlich gelöst hat und frei in den Weichteilen liegt, ähnlich wie dies bei den Walen der Fall ist.

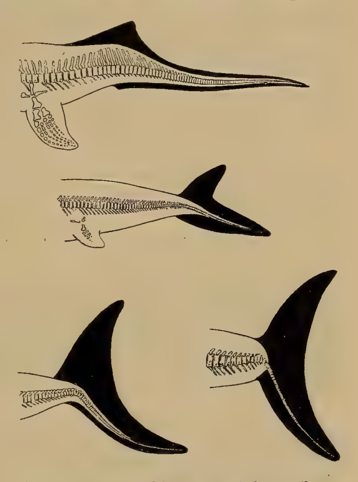


Fig. 455. Entwicklung der Schwanzflossenform im Laufe der Stammesgeschichte der Ichthyosaurier. Oben: Mixosaurus Nordenskjöldi, Wiman, Mitteltrias (Muschelkalk) von Spitzbergen (nach C. WIMAN); darunter, in der Mitte: Stenopterygius quadriscissus, Quenstedt, oberer Lias Süddeutschlands, im Jugendstadium (nach E. FRAAS), in der unteren Reihe links das erwachsene Stadium bei derselben Art (nach FRAAS); rechts unten Ichthyosaurus trigonus, var. posthumus, aus dem lithographischen Schiefer von Solnhofen (nach F. BAUER). (Nach E. FRAAS.)

Die Liasformation scheint den Höhepunkt der Entwicklung des Ichthyosaurierstammes darzustellen. In den Ablagerungen, die man aus dieser Zeit aus England und Süddeutschland kennt, liegt eine Fülle verschiedener Gattungen und Arten begraben. Einzelne derselben, wie Ichthyosaurus ingens u. I. trigonodon, haben beträchtliche Körpergrößen erreicht. Der größte bekannte Schädel eines Ichthyosauriers ist 2 m lang; er wurde im Lias von Banz in Franken gefunden und von THEODORI als Ichthyosaurus trigonodon beschrieben. Die Körperlänge dieses Tieres dürfte 10—12 m betragen haben. Die Ichthyosaurier der Posidonienschiefer sind im allgemeinen klein und übertrafen selten eine Länge von 250 cm. Eurhinosaurus longirostris (Fig. 454, 473) wurde bis 5 m lang; nach den Mitteilungen von

F. KÖNIG (1911) besitzt ein in Holzmaden gefundenes Hautexemplar dieser Art eine Länge von 4 m, die Vorderflosse ist 80, die Hinterflosse 60 cm lang, der Schädel läuft in eine lange, spitze Schnauze aus, welche das Vorderende des Unterkiefers beträchtlich an Länge übertrifft und, wie schon früher erörtert wurde, wahrscheinlich als „Stöberschnauze“ in den Tangwäldern gedient hat, welche die flachen Gründe des Liasmeeres außerhalb der Poller überdeckten.

Zu den interessantesten Funden von Ichthyosauriern aus dem Lias gehören die Skelette, in deren Leibeshöhle junge Ichthyosaurier liegen, die der Mehrzahl nach verschluckte Beutetiere, aber nur in wenigen Fällen Embryonen darstellen (11). Im ganzen sind bis jetzt 14 derartiger Funde bekannt; 7 Exemplare enthalten je 1 Junges, 2 je 2 Junge, 1 3 Junge, 1 5 (oder 6) Junge, 1 6 Junge, 1 7 Junge und 1 sogar 11 Junge (Fig. 456). In früherer Zeit hielt man das Vorhandensein dieser Jungen in der Leibeshöhle der alten Tiere für einen einwandfreien Beweis für die Viviparität der Ichthyosaurier, aber schon R. OWEN und F. A. QUENSTEDT machten es wahr-

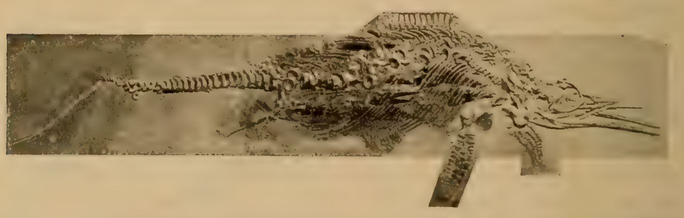


Fig. 456. Stenopterygius quadriscissus, Quenstedt, aus dem oberen Lias von Holzmaden in Württemberg, mit 11 (10) Jungen in der Leibeshöhle, deren Schädel, soweit erhalten, sämtlich mit den Vorderenden nach vorne gerichtet sind. Wahrscheinlich sind diese jungen Ichthyosaurier von den alten gefressen worden und sind nicht als Embryonen zu betrachten. (Nach W. BRANCA.)

scheinlich, daß die jungen Tiere von den alten gefressen worden seien und daß hier Fälle von Stirpivorie vorliegen.

Aus der Lage der jungen Exemplare in der Leibeshöhle eines in Berlin aufbewahrten Exemplars, das in der Leibeshöhle 10 Junge birgt, während das 11. außerhalb des Körpers liegt, geht mit voller Sicherheit hervor, daß es sich nur um gefressene Tiere handeln kann, da die Schnauze des vordersten bis zum Schultergürtel reicht. Außerdem sind die Schnauzenspitzen alle nach vorne gerichtet und die Tiere liegen in gestreckter Stellung, was für einen Embryo nicht anzunehmen ist. Daß die alten Ichthyosaurier junge gefressen haben, geht auch aus dem zweiten, von W. BRANCA beschriebenen Exemplar des Berliner Museums hervor, das zwei junge Tiere in der Leibeshöhle enthält (Fig. 457); das eine liegt weit vorne in der Nähe von Resten eines Tintenfisches (Fig. 458, 459), das zweite

ist mehr als doppelt so groß wie das erste und liegt weiter hinten in der Leibeshöhle. Zum mindesten ist das vordere der beiden Jungen gefressen worden. Freilich müssen wir annehmen, daß so



Fig. 457. Stenopterygius quadriscissus Qu., aus dem oberen Lias von Holzmaden, mit zwei jungen Ichthyosauriern in der Leibeshöhle. Das kleinere dieser beiden jungen Exemplare liegt weit vorne an der durch das Ende der punktierten Linie bezeichneten Stelle *x* und unter dieser Stelle deutet der schwarze große Fleck die Lage eines Cephalopodenrestes an, der in Fig. 459 in stärkerer Vergrößerung dargestellt ist. Der an der Stelle *x* liegende Rest des kleineren Ichthyosaurus ist in Fig. 458 deutlicher sichtbar. Vom größeren der beiden Jungen ist der mit der Schnauzenspitze nach vorne gerichtete Schädel gut zu erkennen. (Nach W. Branca.)

ausgesprochen marine und auch zu unbeholfener Bewegung auf dem Lande ganz unfähige Tiere ebenso wie die Delphine vivipar geweser



Fig. 458. Teilbild des Ichthyosaurusrestes Fig. 457, auf dem die Wirbel sowie Teile des schwach verkalkten Schädels des vorderen der beiden gefressenen Exemplare gut zu sehen sind. (Nach W. Branca.)

sind, auch wenn wir keine Embryonen in der Leibeshöhle von Ichthyosauriern nachweisen könnten. Hingegen ist es doch sehr wahrscheinlich, daß einzelne der in der Leibeshöhle von Ichthyosauriern gefundenen Jungen als Embryonen zu deuten sind, da wir verschiedene gekrümmte Ichthyosaurusjunge kennen, die offenbar in den Eihüllen fossil wurden und da in einigen Fällen der Kopf der Jungen nach hinten gerichtet ist, was eine Kopfgeburtslage andeuten würde.

Waren auch die Ichthyosaurier auch zu einem kurzen Aufenthalte auf dem Lande ganz unfähig, so ist dies vielleicht nicht bei



Fig. 459. Teilbild aus Fig. 457 in stärkerer Vergrößerung; die durch das Kreuz bezeichnete Stelle (vgl. auch Fig. 458) entspricht dem schwarzen Flecke in Fig. 457. (Nach W. BRANCA.)

den Begleitern der Ichthyosaurier, den Plesiosauriern, der Fall gewesen. Die vielfache Ähnlichkeit zwischen diesen Meeresreptilien und den Robben läßt die Frage einstweilen unentschieden, ob auch die Plesiosaurier vivipar gewesen sind oder ihre Eier auf dem Lande abgelegt haben; wahrscheinlicher ist es allerdings, daß auch die Plesiosaurier vivipar gewesen sind.

Die Plesiosaurier (12) unterscheiden sich von den Ichthyosauriern zunächst durch den ganz verschiedenen Anpassungstypus an das Meeresleben (Fig. 460). Bei ihnen spielt der Schwanz als Lokomotionsorgan keine Rolle, er ist kurz und hat gewiß eben-

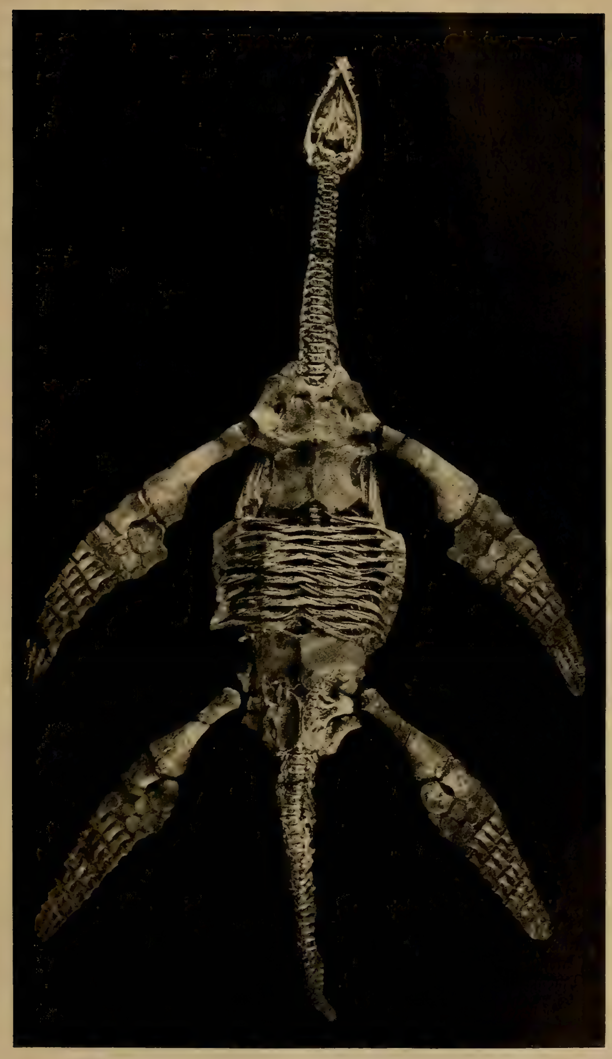


Fig. 460. Thaumatosaurus Victor, E. Fraas, ein Plesiosaurier von 3,44 m Länge aus dem oberen Lias von Holzmaden in Württemberg. Original im Naturalienkabinett zu Stuttgart. (Nach E. Fraas.)

sowenig eine Schwanzflosse getragen, als dies bei den Seeschildkröten der Fall ist, die in der allgemeinen Körpergestalt wie auch in der Funktion der Gliedmaßen mit den Plesiosauriern eine sehr große Ähnlichkeit besessen haben dürften. Die Lösung des mechanischen Problems der Fortbewegung im Wasser kann eben auf ganz verschiedenen Wegen erfolgen; wir haben bei den Mosasauriern der oberen Kreidezeit eine weitere Lösung dieses Problems kennen ge-

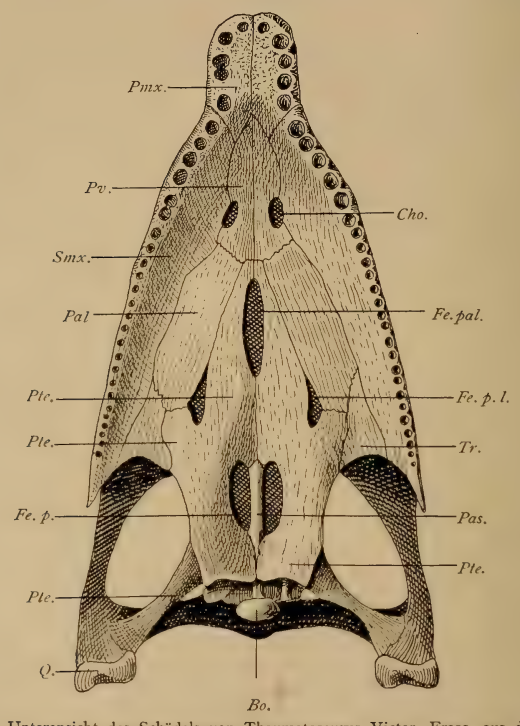


Fig. 461. Unteransicht des Schädels von Thaumatosaurus Victor, Fraas, aus dem oberen Lias von Holzmaden (dasselbe Exemplar wie Fig. 460). (Nach E. FRAAS.)
Bo. = Basioccipitale. *Ch.* = Choane. *Fe.p.* = Fenestra palatinalis posterior. *Fe.p.l.* = Fen. pal. lateralis. *Fe.pal.* = Fen. pal. anterior. *Pal.* = Palatinum. *Pas.* = Parasphenoid. *Pmx.* = Praemaxillare. *Pte.* = Pterygoid. *Pv.* = Praevomer. *Q.* = Quadratum. *Smx.* = Supramaxillare. *Tr.* = Transversum.

lernt und eine vierte wird durch den Molchtypus gebildet, wie ich den Anpassungstypus genannt habe, der durch die Molche, die Meereskrokodile des Jura und durch verschiedene aquatische Säugetiere, z. B. Potamogale, Myogale u. a. gebildet wird. Für die Aus-

bildung dieser verschiedenen Typen von Schwimmtieren ist, wie es scheint, die Körpergestalt derjenigen Form entscheidend, die vom Landleben zum Wasserleben übergeht. Formen, die sich im Besitze eines langen Schwanzes befinden, werden sich auch beim Übergange zum aquatischen Leben des Schwanzes als Lokomotionsorgan bedienen und diesen Körperteil weiter ausgestalten, während Typen, die schon mit einem sehr kurzen Schwanz im Momente des Überganges zum Wasserleben versehen sind, sich mehr der Gliedmaßen zur Fortbewegung bedienen werden, so daß sich Typen mit Ruderfüßen aus ihnen entwickeln müssen. So sehen wir, das der Fischotter (Lutra vulgaris) seinen langen Schwanz als Ruder benützt, während der Seeotter (Enhydra lutris) einen sehr kurzen, dicken und kegelförmigen Schwanz besitzt, der nicht als Ruder funktionieren kann, so daß die Lokomotion den Flossen zufällt. Ebenso erklärt sich die Ausbildung des Mosasauriertyps aus der Abstammung dieser marin gewordenen Lacertilier von Formen mit sehr langgestrecktem Körper, wobei die Lokomotion vorwiegend durch das Schlängeln desselben und nur in untergeordnetem Maße durch die Unterstützung der Flossen bewirkt wurde. Auch die Ausbildung des Molchtyps ist auf dieselbe Weise zu erklären; hier handelt es sich um Formen, die von Vorfahren abstammen, welche einen wohlentwickelten Schwanz und kräftige Hinterbeine besaßen, so daß die Lokomotion von diesen beiden Körperteilen unter Vernachlässigung der Vorderbeine bewirkt werden konnte. Der Typus der Plesiosaurier, der sich so durchgreifend vom Anpassungstypus der Ichthyosaurier und Wale unterscheidet, geht somit auf einen Ausgangspunkt zurück, der durch die schon während des Landlebens eingetretene Reduktion des Schwanzes gekennzeichnet war, so daß die Lokomotion im Wasser nur durch die Ausgestaltung der Gliedmaßen zu Rudern erfolgen konnte.

Die Plesiosaurier haben wir schon in einigen ihrer jüngsten Vertretern aus den Niobraraschichten Nordamerikas kennen gelernt (Fig. 271—275); sie sind zwar nicht die letzten Vertreter dieses Stammes, aber sie erlöschen bald nachher. Die Lebensdauer des Plesiosaurierstammes ist also eine längere gewesen als die der Ichthyosaurier, die schon vor der Zeit der Ablagerung der Niobraraschichten in allen Meeren ausgestorben zu sein scheinen, da die jüngsten Ichthyosaurier aus der unteren Kreide bekannt sind und von da an jede Spur dieser in der Unterkreide noch weltweit verbreiteten Meeresreptilien fehlt. Der Niedergang des Ichthyosaurierstammes ist eines der vielen Rätsel der Geschichte der Tierwelt; welche Ursachen ihr Aussterben herbeigeführt haben, ist einstweilen noch vollständig unaufgeklärt. Dagegen haben die Plesiosaurier,

die ebenso wie die Ichthyosaurier zum ersten Male in der Triasformation erscheinen, den Niedergang der Ichthyosaurier überdauert und noch neben den Mosasauriern gelebt; ihr Aussterben scheint mit dem der Mosasaurier zeitlich zusammenzufallen. Auch der Untergang der Plesiosaurier ist ebenso wie der der Ichthyosaurier und der Mosasaurier ein unaufgeklärtes Problem. Überhaupt bietet die Frage nach dem Aussterben der Arten ein Problem der Paläontologie, das zu den wichtigsten der noch zu lösenden Fragen gehört, welche die historischen Ereignisse der Lebewelt betreffen und die keineswegs nach einem und demselben Schlüssel zu lösen sind. In manchen Fällen scheinen klimatische Veränderungen in Verbindung mit dem durchgreifenden Wechsel der Umwelt die Ursache des Aussterbens gewesen zu sein; wir konnten es als wahrscheinlich hinstellen, daß der Untergang der großen, wasserbewohnenden Sauropoden mit der zunehmenden Trockenlegung der von den Sauropoden bewohnten Gebiete zusammenhängt und in anderen Fällen konnten wir zeigen, daß jene Formen, welche sich den geänderten klimatischen Verhältnissen nicht anpassen konnten, sich in irgendeinem geschützten Winkel der Erde als „Reliktformen" zu erhalten vermochten, wenn er ihnen dieselben Existenzbedingungen wie die ursprüngliche Heimat bot; andere Typen paßten sich den neuen Verhältnissen an und formten sich um. Bei Meeresbewohnern ist ein so durchgreifender Wechsel der Lebensverhältnisse, wie er zu wiederholtenmalen die Bewohner der verschiedenen Lebensgebiete des Festlandes betroffen hat, kaum anzunehmen; freilich haben wir auch für gewisse Lebensgebiete des Meeres durchgreifende Veränderungen anzunehmen und eine derartige Umwälzung hat z. B. in den Meerestiefen beim Einbruche der Eiszeit stattgefunden, als das Kaltwasser von den Polen her in die großen Meerestiefen eindrang und dabei die voreiszeitliche Tiefseefischfauna gänzlich vernichtete. In den oberflächlichen Schichten des Meeres sind dagegen solche Umwälzungen der Temperaturverhältnisse und der gesamten Lebensbedingungen kaum anzunehmen; die heutige Verbreitung der Riffkorallen zeigt, daß sich zwar die Zonen der warmen Meere bedeutend gegen den Äquator zu verschoben haben, daß sie aber hier diesen sehr empfindlichen Tieren noch immer eine Heimstätte zu bieten vermögen. Wir werden annehmen müssen, daß die Meere der mesozoischen Periode im allgemeinen viel wärmer gewesen sind als heute und daß in den Breiten, in denen die fossilen Meeresreptilien gefunden werden, heute keine Lebensmöglichkeit für sie bestehen könnte, weil die Temperatur des Wassers bedeutend niederer geworden ist; aber dieser Temperaturrückgang kann nicht die Ursache des Aussterbens der verschiedenen Meeresreptilien gewesen

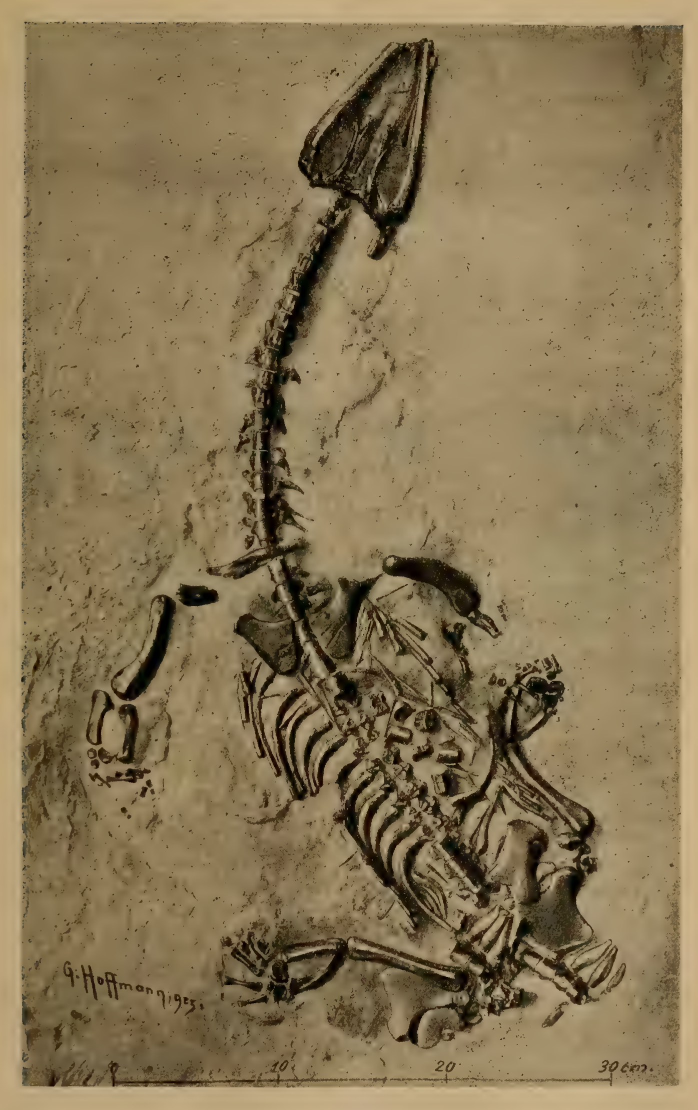


Fig. 462. Skelett von Nothosaurus Raabi, Schröder, aus den Orbicularisschichten (unterer Muschelkalk, mittlere Trias) von Rüdersdorf bei Berlin. Das Skelett befindet sich in Rückenlage; Gesamtlänge etwa 60 cm. (Nach H. SCHRÖDER, 1914.)

sein, da die Korallen und andere Warmwassertiere noch heute, wenn auch in niederen Breiten leben und gedeihen. Auch Futtermangel kann kaum als Ursache des Aussterbens in Betracht kommen. Wir stehen hier vor einem großen Rätsel, das freilich kurzer Hand durch die Annahme zu lösen vermutet worden ist, daß sich die nur scheinbar ausgestorbenen Ichthyosaurier in die Delphine, die Mosasaurier in die Bartenwale und die Plesiosaurier in die Pottwale fortgesetzt haben. Derartige Annahmen sind jedoch als laienhafte Spekulationen ohne wissenschaftliche Grundlagen zu betrachten und bedürfen keiner Widerlegung. Einstweilen müssen wir mit Entschiedenheit betonen, daß die Ichthyosaurier, Mosasaurier und Plesiosaurier ohne Nachkommen erloschen sind, daß wir aber nicht imstande sind, einen befriedigenden Grund für den Untergang dieser Meeresreptilien namhaft zu machen.

Die Plesiosaurier gehen auf küstenbewohnende Reptilien der Triaszeit zurück. Der Anpassungstypus dieser Vorfahren ist durch die Gattung Nothosaurus (Fig. 462) und die mit ihr in der Gruppe der Nothosaurier vereinigten Formen gekennzeichnet, aber diese Formen sind nicht als die unmittelbaren Vorfahren der Plesiosaurier der Liasformation sowie der jüngeren, mit Plesiosaurus in eine Gruppe, die Plesiosauria, zu vereinigenden Gattungen anzusehen, da verschiedene Spezialisationskreuzungen zwischen den beiden Gruppen vorliegen.

Im Gegensatze zu den überaus häufigen Funden von Ichthyosauriern ist der Liasschiefer Schwabens sehr arm an wohlerhaltenen Resten von Plesiosauriern. Während schon 1824 das erste vollständig erhaltene Plesiosaurusskelett in den Liasschiefern von Lyme Regis in England zum Vorschein kam, wurde erst 1893 das erste vollständig erhaltene Skelett eines Plesiosaurus in den Schieferbrüchen von Holzmaden entdeckt; es bildet eine Zierde des Berliner Museums für Naturkunde. Im November 1906 kam ein zweites Skelett dieser Art (Fig. 463), die von Dames als Plesiosaurus Guilelmi Imperatoris beschrieben worden war, in den Schiefern von Holzmaden zum Vorschein, nachdem schon im Mai desselben Jahres ein drittes vollständiges Skelett einer neuen Art entdeckt worden war, das in den splitterharten Stinksteinen eingebettet lag und daher, weil das Herauspräparieren der Wirbeltiere aus diesem harten Gestein bei den Ichthyosauriern meist die viele Mühe nicht lohnt, von den Arbeitern zunächst in den Abraum geworfen worden war. Bernhard Hauff, dem die Paläontologie die Gewinnung so vieler unschätzbarer Funde verdankt, las das in viele Bruchstücke zerfallene Skelett mühsam aus dem Trümmerhaufen der Abraumhalde wieder zusammen und es bildet heute, nach beendeter Präparation, vielleicht den schönsten

Rest, der jemals in den Brüchen von Holzmaden entdeckt worden ist (Fig. 460). „Geradezu modellartig wie auf dem Präpariertisch ausgebreitet" liegt das Skelett, nach der Beschreibung von E. FRAAS, auf der im Stuttgarter Naturalienkabinett aufgestellten Platte, während das Skelett von Plesiosaurus Guilelmi Imperatoris im gleichen Museum auf der linken Seite liegt, in derselben Stellung, in der das Tier auf den Faulschlammboden des schwäbischen Liasmeeres niedersank.

Schon bei der Schilderung der Plesiosaurier des Niobrarameeres von Kansas haben wir zwei verschiedene Typen von Plesiosauriern kennen gelernt: eine langhalsige Form mit kleinem Kopf und schlankem Körper (Elasmosaurus) und eine kurzhalsige Form mit großem Schädel und mächtigem Körper (Polycotylus). Auch in den Liasschiefern Schwabens treten uns diese beiden Typen der Plesiosaurier scharf geschieden entgegen; die eine Form, Plesiosaurus



Fig. 463. Skelett von Plesiosaurus Guilelmi Imperatoris, Dames, aus den schwarzen Liasschiefern (Lias ε) von Holzmaden in Württemberg. Die Gesamtlänge des Stückes beträgt 3,40 m. — Original im Naturalienkabinett zu Stuttgart. (Nach E. FRAAS.)

Guilelmi Imperatoris, repräsentiert den langhalsigen und kleinköpfigen, die zweite Art, Thaumatosaurus Victor, den kurzhalsigen und großköpfigen Typus.

Das Stuttgarter Skelett ergänzt das Berliner Stück von Plesiosaurus Guilelmi Imperatoris in so glücklicher Weise, daß diese Art nunmehr zu den am besten bekannten Plesiosauriern überhaupt gehört. Das im Jahre 1906 entdeckte Skelett gehört einem alten Tiere an und wir finden daher die für erwachsene Plesiosaurier bezeichnenden Verhältnisse der Flossenlängen bei dem älteren Exemplare in derselben Weise wie bei den übrigen Arten ausgebildet; die Hinterflosse ist bei dem Stuttgarter Stück ein wenig länger (um $^1/_9$) als die Vorderflosse, während das jüngere Berliner Exemplar fast genau das umgekehrte Verhältnis zeigt, indem die Vorderflosse länger ist als die hintere (um $^1/_{10}$). E. FRAAS ist wohl vollständig

im Rechte, wenn er diese Unterschiede auf die normalen Wachstumsverschiebungen zurückführt, die sich ja auch in ähnlicher Weise bei den Ichthyosauriern geltend machen.

Am Schädel fällt uns die Stellung der Augen auf, die ungefähr in der halben Länge des Kopfes stehen; die Nasenlöcher sind sehr klein gewesen. Die Schnauze war mit großen, spitzen Zähnen bewaffnet, die das Tier zum Fange von Fischen eigneten. Die Glied-

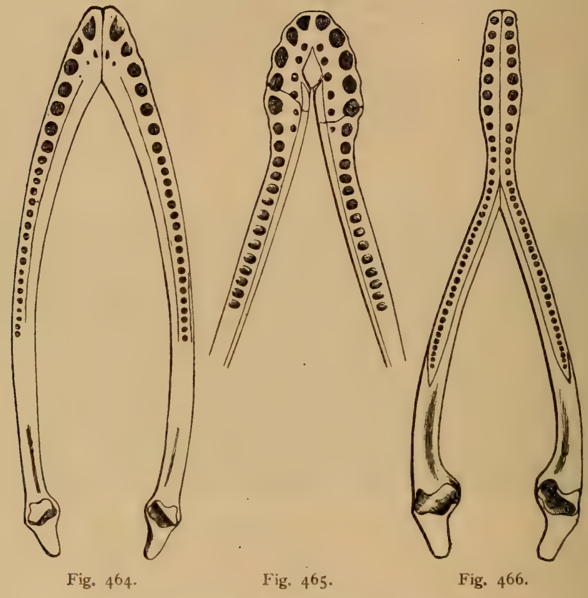


Fig. 464. Fig. 465. Fig. 466.

Unterkiefer dreier Sauropterygier der Juraformation:

Fig. 463. Plesiosaurus dolichodeirus, aus dem Unterlias von Lyme Regis, England, in $^1/_4$ der natürlichen Größe.

Fig. 464. Thaumatosaurus indicus, aus dem Oberjura Ostindiens, in $^1/_7$ der natürlichen Größe.

Fig. 465. Peloneustes philarchus, aus dem Oxfordien von Peterborough, England in $^1/_8$ der natürlichen Größe.

(Aus dem Guide Foss. Reptiles, Amph., Fishes, Brit. Mus. Nat. Hist., London, 1910.)

maßen waren zu Ruderflossen umgeformt, die bei den beiden Arten strukturelle Verschiedenheiten aufweisen. Ebenso bestehen auch in der Länge der Unterkiefersymphyse Unterschiede zwischen den beiden Arten ebenso wie bei den anderen Plesiosauriern (Fig. 464—466). Im ganzen und großen wird freilich die Bewegungsart trotz der wahrscheinlich etwas verschiedenen Ernährungsart ziemlich dieselbe gewesen sein. Die größere Länge der Vorderflosse bei Thaumato-

saurus (119 cm gegen 110 cm) ist vielleicht darauf zurückzuführen, daß das Exemplar noch nicht voll erwachsen war.

Sehr eigentümlich ist der Bauchpanzer der Plesiosaurier, der sich besonders bei dem auf dem Rücken liegenden Thaumatosaurus Victor gut studieren läßt. Der Schultergürtel bildet ein aus flachen Platten bestehendes Plastron, dem sich zunächst das dichte Geflecht der Bauchrippen anschließt, dem der aus den flachen Beckenknochen zusammengesetzte Beckenabschnitt des Ventralpanzers folgt. Diese Ausbildung des flachen, knöchernen Bauchpanzers spricht mit Entschiedenheit dafür, daß wir in den Plesiosauriern eine Tiergruppe vor uns haben, die keine ausschließlich freischwimmende Lebensweise führte wie die Ichthyosaurier oder die Wale, sondern daß die Tiere, wofür die Abflachung der Bauchseite schon allein zur Genüge spricht, eine Lebensweise wie die Robben geführt haben müssen, bei der sie sich auf flachen Sandbänken ausruhten, wenn sie nicht auf Raub ausgingen. Vielleicht haben sie ebenso wie die Meeresschildkröten und die Robben solche Sandbänke in großer Zahl besiedelt.

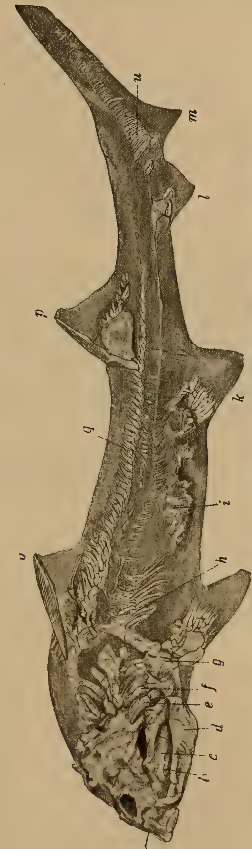


Fig. 467. Skelett von Hybodus Hauffianus, E. Fraas, mit erhaltener Haut, aus dem oberen Lias von Holzmaden, Württemberg, in $^1/_8$ nat. Gr. (Nach E. Koken 1907, aus E. v. Stromer, 1912.)
a = Rostrum, dahinter die Präfrontallücke. *b* = Lippenknorpel. *c* = Palatoquadratum mit Processus prae- und postorbitalis. *d* = Mandibulare. *e* = Hyomandibulare. *f* = fünf Kiemenbögen. *g* = Brustgürtel mit Basal- und Radialknorpeln der Brustflosse. *h* = Rippen. *i* = Mageninhalt. *k* = Bauchflosse. *l* = Afterflosse (vordere). *m* = Afterflosse (hintere) als unterer Teil der Terminalflosse. *u* = untere Bögen der Wirbelsäule. *o* = vorderer Dorsalflossenstachel mit Basalknorpel. *p* = hinterer Dorsalflossenstachel mit Basalknorpel. *q* = obere Bögen der Wirbelsäule.

Eine weitere Gruppe mariner Reptilien, die das Gebiet des schwäbischen Liasmeeres bewohnten, sind die Teleosaurier oder Meereskrokodile.

Die allgemeine Körperform dieser Liaskrokodile erinnert an die der Gaviale, besonders durch die lange Schnauze; aber ein wichtiger äußerer Unterschied besteht in den verkümmerten, wahrscheinlich

ganz funktionslos gewordenen Armen, während die Arme der Gaviale noch sowohl beim Schwimmen als auch beim Kriechen auf dem Lande als Ruderfüße oder Kriechfüße funktionieren. Freilich geht der indische Gavial (Gavialis gangeticus) außer zur Fortpflanzungszeit niemals ans Land und gebraucht daher seine Vorderfüße fast ausschließlich als Ruder, wie die Schwimmhäute zwischen den Zehen beweisen.

Die Unterschiede zwischen den beiden Gattungen der Teleosauriden, die sich in den Liasschiefern Schwabens gefunden haben, sind, wenigstens äußerlich, sehr gering. Die eine Gattung, Mystriosaurus, ist namentlich durch geringere Körpergröße sowie durch die auf der Oberseite des Schädels stehenden Augen von der zweiten Gattung, Pelagosaurus, verschieden, deren Augen seitlich stehen und die eine weit bedeutendere Größe erreichte. Außerdem bestehen



Fig. 468. Rekonstruktion des Schädels von Acanthorhina Jaekeli, E. Fraas, aus dem oberen Lias (ε) von Holzmaden in Württemberg. $^1/_4$ der natürlichen Größe. (Nach E. Fraas.)

einige Unterschiede in der Halslänge (bei Pelagosaurus kürzer als bei der verwandten Gattung), der Zahnzahl (bei Pelagosaurus geringer), sowie in der Form und Skulptur der Rückenpanzerplatten, der Symphyse des Unterkiefers u. s. f. Das Jagdgebiet und Lebensgebiet der Teleosaurier ist das Meer gewesen. Wahrscheinlich hat ihre Nahrung in Fischen bestanden, die in großer Zahl die „Seegraswiesen" der flachen Meeresgründe außerhalb der Poller bevölkert haben. Auch Cephalopoden werden wahrscheinlich einen wesentlichen Bestandteil ihrer Nahrung gebildet haben.

Mit der Aufzählung dieser Reptilientypen ist die bisher bekannte Reptilienfauna des Liasmeeres erschöpft. In den Gründen, in denen die Ichthyosaurier, Plesiosaurier und Teleosaurier nach Fischen und Cephalopoden jagten und die Fauna der Tangwiesen

dezimierten, jagten aber auch große Haie. Eine dieser Formen ist der mit den lebenden Heterodontiden verwandte Hybodus Hauffianus, von dem ein prächtiges Hautexemplar in die Tübinger Universitätssammlung gelangt und von E. KOKEN (13) beschrieben worden ist (Fig. 467). Die Nahrung dieses Haifisches hat hauptsächlich aus Belemniten bestanden; in dem Magen eines Hybodus sind von

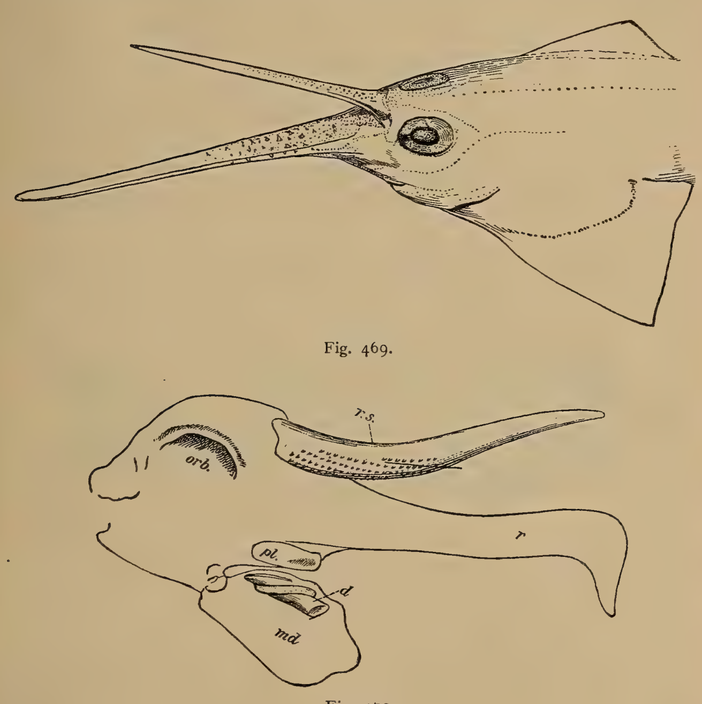


Fig. 469.

Fig. 470.

Schädel zweier Seekatzen oder Holocephalen aus dem unteren Lias von Dorsetshire in England:
Fig. 469. Squaloraja polyspondyla, Ag.
Fig. 470. Myriacanthus granulatus, beide Männchen und beide in $^1/_3$ der natürlichen Größe. *r* = Rostrum. *d* = linke Unterkieferzahnplatte, Gaumenansicht. *pl* = Palatinalzahnplatte. *orb* = Orbita. *rs* = Kopfstachel des Männchens.
(*A* nach B. DEAN, *B* nach A. SMITH WOODWARD.)

C. BROWN nicht weniger als 250 Belemnitenrostren gefunden worden (14), die wohl als die unverdauten Reste einer einzigen Mahlzeit zu betrachten sind, deren sich das Tier sonst durch Erbrechen erledigt haben dürfte (15). C. BROWN hatte die Meinung

geäußert, daß das gefräßige Tier in einen dichten Belemnitenschwarm geraten war und sich mit den Tieren „vollgestopft“ hatte. „Bei der Verdauung traten dann Beschwerden ein. Belemnitenrostra sind nicht gerade besonders geeignet, die Spiralklappe im Colon eines kleinen Haifisches zu passieren, besonders wenn mehrere Hundert zu gleicher Zeit im Magen liegen. Der Tod des Haies kann nicht überraschen.“

Da jedoch auch die lebenden Haie die verschiedenartigsten, für sie unverdaulichen Gegenstände verschlucken, ohne daran zugrunde zu gehen, wie zahlreiche Sektionsbefunde an Exemplaren erwiesen haben, die in lebenskräftigem Zustande gefangen wurden, so brauchen wir auch für das Exemplar von Hybodus diese Todesart, wie sie C. BROWN wahrscheinlich zu machen versucht hat, nicht anzunehmen, da ja die Haie solche unverdauliche und unverdaute Objekte zu erbrechen pflegen.

Unter den Elasmobranchiern tritt uns in den Liasschiefern Schwabens noch eine zweite grundbewohnende Type in einer See-

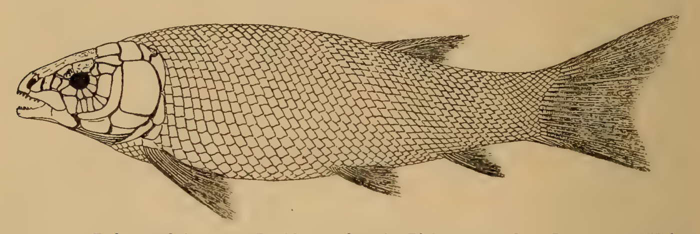


Fig. 471. Rekonstruktion von Lepidotus elvensis Blainv., aus dem Lias ε von Holzmaden in Württemberg. $^1/_5$ natürlicher Größe. (Nach O. JAEKEL.)

katzen- oder Chimaerenart (16), Acanthorhina Jaekeli entgegen (Fig. 468). Die Anwesenheit weiterer Grundfische aus der Familie der Chimaeriden wird durch die Funde von Kopfstacheln von Myriacanthus bollensis in den Liasschiefern bewiesen (Fig. 470). Auch Belonorhynchus acutus hat wahrscheinlich mit seiner spitzen Schnauze die Tangwälder nach Beute durchstöbert. Im Stuttgarter Naturalienkabinett liegen neben prächtig erhaltenen Fischen der Gattungen Ptycholepis, Lepidotus (Fig. 471) und den Arten des hochkörperigen Dapedius (Fig. 472), der diese Tangwälder bewohnte und, wie sein Gebiß beweist, von harter Nahrung, wahrscheinlich von Muscheln lebte, auch die Reste eines vielleicht 10 m langen, noch unbeschriebenen Riesenfisches aus der Verwandtschaft von Chondrosteus und ein Exemplar eines großen Flugfisches, des ersten aus dem Lias bekannten fliegenden Fisches, der gleichfalls noch der wissenschaftlichen

Untersuchung und Beschreibung harrt. In großen Schwärmen tritt in den Liasschiefern auch ein Verwandter des in den lithographischen Schiefern Bayerns so überaus häufigen Leptolepis, der kleine L. Bronni auf, neben ihm die Reste vieler kleinerer Fische, wie Pholidophorus usw.

Man hat sich in früherer Zeit meistens ganz falsche Vorstellungen von dem Leben und Treiben gemacht, das auf dem Boden und im Bereiche der Lagunen herrschte, die sich in der Tithonzeit in dem heutigen Altmühlgebiete Bayerns ausdehnten und in dem die Solnhofener Plattenkalke zur Ablagerung gelangten. Ebenso hat man sich vielfach ganz unrichtige Bilder von dem Tierleben im Bereiche der Meeresteile gemacht, in denen sich die schwarzen, später zu dem ölreichen Schiefer erhärteten Schlammschichten des süddeutschen Lias Epsilon niederschlugen. Auch hier haben wir ebenso wie in den

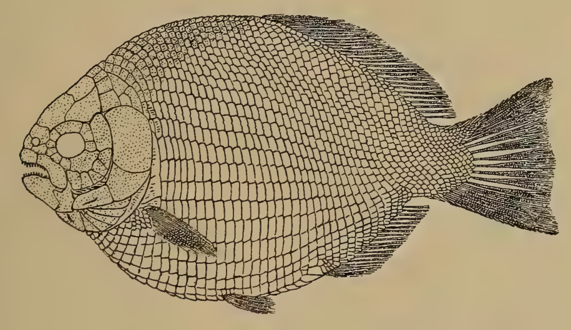


Fig. 472. Rekonstruktion von Dapedius politus aus dem Unterlias von Dorsetshire in England. $^1/_4$ natürlicher Größe. (Nach A. SMITH WOODWARD.)

Plattenkalken von Solnhofen nur ein weites Leichenfeld vor uns, in dem das Leben selbst ganz erstorben gewesen zu sein scheint und wir sind zu dem Schlusse geführt worden, daß wir am ehesten an Bilder denken müssen, wie sie uns die norwegischen Poller darbieten. Nicht ein „Lebensbild“ ist es also, das uns hier entgegentritt, sondern ein Bild des Todes; das reiche Tierleben, von dem uns die zuweilen so prachtvollen Überreste von Reptilien, Fischen, Cephalopoden usw. Zeugnis ablegen, hat sich nicht im Bereiche dieser Faulschlammpoller, sondern weiter draußen im offenen Meere abgespielt. Mögen auch zuweilen lebende Tiere in diese Poller des süddeutschen Liasmeeres gelangt sein, so werden solche Fälle gegenüber der Einschwemmung verendeter Tiere wahrscheinlich nur in der Minderzahl gewesen sein. Landwärts von der Barre, die die weiten Poller von

der offenen See trennte, herrschte der Tod. Die Strömung brachte Leiche auf Leiche an die Barre geschwemmt, hunderte und tausende Kadaver gelangten über dieselbe in den Bereich der Faulschlammgründe und dort sanken die Leichen zu Boden, wo sie nicht mehr weiter verwesten, da der Boden dieser Poller wahrscheinlich frei von Fäulnisbakterien gewesen ist. So erklärt sich die Anhäufung so vieler Fossilreste auf so engem Raume und die sehr verschiedene Erhaltung der auf den Boden niedergesunkenen Leichen, je nachdem



Fig. 473. Steinbruch im Posidonomyenschiefer (Lias ε) von Holzmaden in Württemberg: Herr B. HAUFF vor einem Exemplar des Eurhinosaurus longirostris, gefunden im Sommer 1912. Das Original befindet sich jetzt in London.
(Nach einer von Herrn B. HAUFF zur Verfügung gestellten Photographie.)

ein stärker verwester oder noch frischer Kadaver in die Faulschlammgründe gelangte und dort versank. Lebensspuren, wie wir sie im Bereiche der Solnhofener Lagunen kennen gelernt haben, fehlen in den süddeutschen Liasschiefern vollständig. Kein einziges Anzeichen spricht für ein auf dem Boden dieser Faulschlammgründe herrschendes Tierleben. Die Vorstellung von sich im Sonnenglanz in den Wogen tummelnden Ichthyosauriern, die sich nach Analogie der lebenden Delphine gewiß zu „Schulen“ zusammengeschlossen haben dürften

und wahrscheinlich scharenweise ihre Raubzüge auf Cephalopoden und Fische unternahmen, ist in das offene Liasmeer zu verlegen und darf nicht in den Bereich der Schlammgründe übertragen werden, die später zu den Posidonomyenschiefern erhärteten. Jagd, Kampf, das Erhaschen der Beute, das Herausspringen der gejagten Fische aus den Wogen auf der Flucht vor den hinter ihnen herstürzenden Ichthyosauriern und den verschiedenen anderen Reptilien, deren Reste in so wunderbarer Erhaltung in den Liasschiefern Schwabens erhalten geblieben sind, alles dies hat sich weit draußen in den Fluten des offenen Meeres, aber nicht an jenen Stellen abgespielt, an denen wir die Kadaver erhalten finden. So stellt uns ebenso wie das Gebiet der Solnhofener Lagunen in der oberen Jurazeit auch das Pollergebiet des Schwäbischen Lias nur ein großes Leichenfeld, einen großen Ichthyosaurierfriedhof dar und wir sehen auch hier wieder, wie vorsichtig wir sein müssen, wenn wir es versuchen, aus den Schriftzügen der paläontologischen Urkunden ein Bild von dem Leben und Treiben der Tierwelt früherer Erdzeitalter vor unseren Augen wieder auferstehen zu lassen.

Literaturnachweise.

(1) O. FRAAS, Vor der Sündflut! Eine Geschichte der Urwelt. — Stuttgart 1866, p. 243.

(2) Aus einer Notiz bei R. E. LIESEGANG, Geologische Diffusionen, 1913, p. 41.

(3) J. F. POMPECKJ, Die Juraablagerungen zwischen Regensburg und Regenstauf. — (Geognostische Jahreshefte, Bd. XIV, 1901, p. 40—43.) POMPECKJ erklärte hier den Posidonomyenschiefer für „ein fossiles Schwarzes Meer“.

Derselbe, Das Meer des Kupferschiefers. — (Branca-Festschrift, Berlin, bei Bornträger, 1914, p. 481.)

(4) O. NORDGARD, Om Mofjordens Naturforhold. — (Norske Videnskab. Selskabs Skrifter, No. 9, 1906.)

(5) F. KÖNIG, Katastrophaler oder normaler Untergang und Erhaltung der Wirbeltiere. — (Mitteilungen d. Sektion f. Naturkunde d. Öst. Touristen-Klub. XXVI. Jahrg., Wien, Nr. 6—8, Juni-August 1914, p. 7.)

(6) O. ABEL, Paläobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiaten. — (Jena, G. Fischer, 1916, p. 108, 113, 117, 204.)

(7) G. PFEFFER, Cephalopoden der Plankton-Expedition. Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung, F. a. 1912, Bd. II, p. 516.

(8) A. E. VERRILL, The Cephalopods of the North-Eastern Coast of America. — (Transactions Connecticut Academy, 1879—1881, Vol. V.)

(9) O. ABEL, Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. — 1912.

(10) O. Abel, Cetaceenstudien. I. Das Skelett von Eurhinodelphis Cocheteuxi aus dem Obermiozän von Antwerpen. — (Sitzungsber. K. Akad. d. Wiss., math.-nat. Kl., Bd. CXVIII, 1909, p. 245.)

(11) W. Branca, Sind alle im Innern von Ichthyosauriern liegenden Jungen ausnahmslos Embryonen? — (Abhandl. kgl. preuß. Akad. d. Wiss., Berlin 1908.)

(12) E. Fraas, Plesiosaurier aus dem oberen Lias von Holzmaden. — (Paläontographica, Bd. LVII, 1910, p. 105.)

(13) E. Koken, Über Hybodus. — (Geolog. und Paläont. Abhandlungen, N. F., Bd. V [G. R., Bd. IX], 4. Heft, Jena 1907, p. 261.)

(14) C. Brown, Über das Genus Hybodus und seine systematische Stellung. — (Paläontographica, Bd. XLVI, 1899—1900, p. 163.)

(15) O. Abel, Paläobiologie der Cephalopoden usw., Jena 1916, p. 207.

(16) E. Fraas, Chimaeridenreste aus dem oberen Lias von Holzmaden. — (Jahreshefte d. Ver. f. Vaterländ. Naturkunde in Württemberg, 1910, p. 61.)

X. In den Wüstengebieten der südafrikanischen Karroo zur Permzeit.

Für die Vorgeschichte der Reptilien sind die Funde, die man seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts in jenen Schichten machte, die, nach ihrer typischen Entwicklung in der Karroo, von ANDEW GEDDES BAIN 1856 (1) unter dem Namen der „Karrooformation" zusammengefaßt wurden, von außerordentlicher Bedeutung geworden. Sie stellen sich in dieser Hinsicht durchaus den Entdeckungen an die Seite, die wir den Forschungen der nordamerikanischen Paläontologen in den Red Beds von Texas verdanken.

Das geologische Alter der Karrooschichten der Kapkolonie ist bis in die neueste Zeit hinein vielfach diskutiert worden. Die Gliederung der ganzen, mehrere tausend Meter umfassenden Schichtserie in vier Hauptabteilungen (von unten nach oben: 1. Dwykagruppe, 2. Ekkaschichten, 3. Beaufortschichten, 4. Stórmbergschichten) ist zwar aufrecht erhalten geblieben, aber sowohl die Grenzen zwischen diesen vier Abteilungen wie die Feststellung ihres geologischen Alters und ihrer chronologischen Äquivalente ist wiederholt Gegenstand von Meinungsverschiedenheiten gewesen (2). Alle Forscher, die sich mit dieser Frage beschäftigt haben, stimmen jedoch darin überein, daß das Dwykakonglomerat oder der „Tillit" eine glaziale Bildung darstellt.

Von entscheidender Bedeutung für die Erkenntnis des glazialen Ursprunges der Dwykakonglomerate Südafrikas war die Entdeckung, daß ihre Unterlage die für Gletscherbewegungen auf hartem Felsgrunde absolut bezeichnenden Schliffspuren in Gestalt von parallelen und sich kreuzenden Schrammen und Kritzern trägt, die sich in gleicher Ausbildung und aus derselben Zeit auch in Ostindien und in Südostaustralien gefunden haben (3) und auch hier in Verbindung mit Blockschichten stehen, die sich nunmehr als Moränen von Gletschern erweisen, die sich in der Permzeit über die harten Felsen bewegt haben. So sind wir zu der Feststellung gelangt, daß nicht nur in der der geologischen Gegenwart unmittelbar vorangehenden

„großen“ Eiszeit weite Gebiete der Erdoberfläche von Inlandeis bedeckt waren, sondern daß dies auch in einer so weit in der Erdgeschichte zurückliegenden Zeit wie der Permformation der Fall gewesen ist. Die Bewegung des Eises war in Südafrika von Norden gegen Süden gerichtet; das Zentrum der Bewegungsrichtungen des permischen Inlandeises Südafrikas ist im nördlichen Transvaal zu suchen. Aus Griqualand-West, Vryburg und Südosttransvaal sind einwandfreie Gletscherschliffe bekannt geworden (4).

Ob das Dwykakonglomerat durchaus eine wirkliche Grundmoräne darstellt, oder ob, was wahrscheinlicher ist, die im Tillit steckenden Blöcke zum Teile aus geschmolzenen Eisbergen stammen, ist für die Feststellung der permischen Vergletscherung Südafrikas in Anbetracht der vorhandenen Gletscherschliffe belanglos. Wichtig ist dagegen die erst in den letzten Jahren geglückte Beobachtung, daß sich über den Dwykaschichten in Groß-Namaland (dem ehemaligen Deutsch-Südwestafrika) bei Kabus marine Schichten mit der Bivalvengattung Eurydesma vorfinden (5), die ebenso wie in der Salt-Range

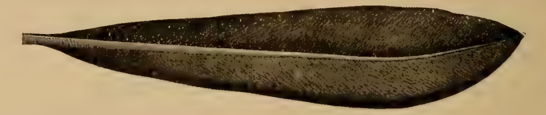


Fig. 474. Glossopteris indica, ein Farn aus dem Perm Ostindiens. Verkleinert. (Nach O. FEISTMANTEL, aus M. NEUMAYR.)

in Ostindien unmittelbar über dem Tillit liegen (4); auch in Tasmanien treten Eurydesmen auf, und zwar in denselben Schichten, in denen die Moränenblöcke eingeschlossen sind, so daß wir hier einen sicheren Anhaltspunkt für die Drifthypothese gewinnen können. Es ist kaum eine andere Erklärung dieser Erscheinung möglich, als daß die mit Moränenblöcken und Gletschergeschieben beladenen Eisberge über dem Meeresboden schmolzen, auf dem die Eurydesmen lebten und ähnliche Verhältnisse haben wir wohl auch für Südafrika anzunehmen. Erst nach Ablagerung der Blockschichten mit Eurydesmen sind in Tasmanien die Schichten gebildet worden, in denen die Reste der Farngattungen Glossopteris (Fig. 474) und Gangamopteris gefunden werden, Gattungen, die zu der Aufstellung des Begriffes der Glossopterisflora im Gegensatze zu den gleichalterigen Floren der nördlichen Halbkugel geführt haben. Ebenso liegen auch in Australien die Schichten mit Glossopteris erst über den blockführenden Talscherschichten (Talchir Beds), die den Dwykakonglomeraten Südafrikas entsprechen.

Nur auf den ersten Blick hat diese Mischung glazialer Findlinge mit marinen Bivalven in marinen Schichten sowie die unmittel-

bar nach Bildung dieser Blockschichten einsetzende tropische Farnvegetation etwas Befremdendes. Schon CH. DARWIN (6) hat wertvolle Beobachtungen über das tiefe Herabsinken der Gletscher bis zur Meeresküste im Golfe von Penas in Feuerland angestellt. Das Eis der Gletscher erreicht hier den Meeresstrand „weniger als 9° von einem Orte, wo Palmen wachsen, innerhalb $4^1/_2$° von einer Gegend, wo das Puma und der Jaguar über die Ebene schweifen, weniger als $2^1/_2$° von baumartigen Gräsern und — in derselben Hemisphäre nach Westen blickend — weniger als 2° von parasitischen Orchideen und weniger als einen Grad von Baumfarnen!"

Die Feststellung des Vorkommens der marinen Muschel Eurydesma cfr. globosum Dana bei der Farm Gans südöstlich von Gibeon in Groß-Namaland (5) ist hinsichtlich der analogen Beziehungen der Eurydesmenschichten in der Salt-Range und in Tasmanien von größtem geologischen Interesse, da durch diese Übereinstimmung

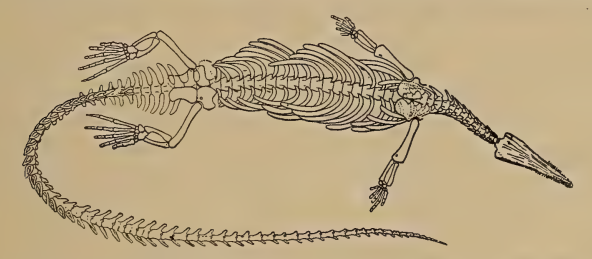


Fig. 475. Stereosternum tumidum, ein Mesosaurier aus dem Perm von São Paulo, ungefähr in $^3/_8$ der natürlichen Größe, von der Bauchseite gesehen. (Nach J. H. MC. GREGOR.)

gleichartige Vorgänge bei der Ablagerung fast zur Gewißheit werden. In der Kapkolonie sind jedoch bisher in und über dem Dwykakonglomerat keine Spuren von Meerestieren angetroffen worden und solche fehlen überhaupt der ganzen Masse der Ekkaschichten, Beaufortschichten und Stormbergschichten vollständig. In diesen Schichtgruppen sind bisher ausschließlich Reste von Landtieren und Süßwassertieren (Fische, Amphibien und Reptilien) sowie Steinkohlenbildungen (2) und vereinzelte Reste von Landpflanzen angetroffen worden. In den Dwykakonglomeraten Südafrikas haben sich Reste der sehr merkwürdigen Mesosaurier (Fig. 475) gefunden (Mesosaurus tenuidens Gervais, M. pleurogaster Seeley und M. capensis Gürich), die im zentralen Südafrika bei Kimberley usw., in der westlichen Kapkolonie bei Calvinia, bei Nieuwoudtville im Buschmannland und bei Kabus im Groß-Namaland (7) entdeckt worden sind. Das Vorkommen verwandter Arten (Mesosaurus brasiliensis und Stereosternum tumidum) in Südamerika (São Paulo und Parana

in Südbrasilien, Villa Rica in Paraguay und Cerro Lago in Nord-Uruguay) hat seit dem Bekanntwerden dieser Funde große Beachtung bei paläogeographischen Untersuchungen gefunden. Indessen sinkt die Bedeutung dieses Vorkommens so nahe verwandter Formen in Südamerika und Südafrika, wenn berücksichtigt wird, daß die Mesosaurusschichten von São Paulo Küstenbildungen sind, was zum größten Teile auch für die Dwykakonglomerate gilt; diese an das Wasserleben angepaßten Reptilien sind wahrscheinlich als Bewohner von Deltas und Ästuarien anzusehen und ihr übereinstimmendes Auftreten in Südamerika und Afrika ist daher nicht so zu bewerten als wenn es sich um terrestrische Typen handeln würde.

Die Ekkaschichten der Kapkolonie haben bis jetzt nur sehr seltene und dürftige Reste von Reptilien geliefert (z. B. Archaeosuchus Cairncrossi Broom und Eccasaurus priscus Broom).

Über den Ekkaschichten beginnt die Serie der Beaufortschichten, die eine Mächtigkeit von rund 3000 m erreichen. In ihnen ist eine große Zahl von Reptilien gefunden worden, die sich auf verschiedene Horizonte verteilen; dieselben werden nach den für sie am meisten bezeichnenden Reptiliengattungen der Reihe nach — von unten nach oben — als die Pareiasaurusbeds, Endothiodon Beds, Cistecephalus Beds und Lystrosaurus Beds unterschieden. Dann folgen weitere Schichtengruppen mit Reptilienresten, die von van Hoepen noch zu den Beaufortschichten (2), aber von anderen bereits zu der Stormbergserie gerechnet werden, nämlich die Procolophon Beds und die Cynognathus Beds, die von den fossilleeren Molteno Beds überlagert erscheinen. Höher folgen die kohlenführenden Molteno Beds, die fossilführenden Red Beds und der Höhlensandstein (Cave Sandstone), in denen namentlich in den letzten Jahren schöne Dinosaurierfunde gemacht worden sind; der Abschluß der Karrooablagerungen wird von vulkanischen Ergußsteinen gebildet, die stellenweise als tafelförmige Decken über den älteren Schichten erhalten geblieben sind und die Stufenbildungen an den Abhängen der Tafelberge des Kaplandes bedingen. Solche Deckenreste bilden „den großen Absturz unter dem Gipfel des Hangklip, welcher südlich von den Stormbergen weit und breit die Gegend überragt (8), und ebenso besteht der Kamm eines großen Teiles jenes gewaltigen Absturzes, mit welchem die Quathlamba-(Draken-) Berge ostwärts gegen Natal abfallen und auch der höchste Teil desselben, der auf etwa 10 000 Fuß geschätzte Mont-aux-Sources, nach Griesbach (9) aus der Kante einer solchen Decke" (10).

Die Diamantengruben Südafrikas liegen in vulkanischen Schloten, die die Karrooablagerungen ähnlich wie die Maare der Eifel durchbrochen haben; es ist wahrscheinlich, daß die Diamantkristalle, die

allseitig frei ausgebildet in den grünlichgrauen, mit fremden Gesteinsbrocken vermischten Tuffen liegen, ihre Entstehung einer Auskristallisierung aus kohlenstoffhaltigen Dämpfen unter großem Drucke verdanken. —

Die Tierwelt, die in den Beaufortschichten und Stormbergschichten begraben liegt, verteilt sich zweifellos auf eine größere geologische Zeitspanne. Die untere Abteilung der Beaufortschichten wird gegenwärtig nach den übereinstimmenden Untersuchungen aller Forscher in das Perm, die obere Abteilung der Stormbergschichten, in denen die in den unteren Beaufortschichten fehlenden Dinosaurier gefunden worden sind, in die Triasformation eingereiht. Hingegen sind die Meinungen darüber geteilt, wo die Grenze zwischen der Perm- und der Triaszeit innerhalb der Beaufort- und Stormbergschichten zu suchen ist. Wenn wir es im folgenden versuchen wollen, uns ein Lebensbild der Karroofauna zu rekonstruieren, so müssen wir eine bestimmte Schichtgruppe herausgreifen, um nicht in den Fehler zu verfallen, zeitlich weit auseinander liegende Arten nebeneinander zu stellen. Wir wählen die Fauna aus den permischen Beaufortschichten und müssen auch hier scharf zwischen den verschiedenen Abteilungen dieser Schichtserie unterscheiden, da sich ergeben hat(11), daß die Pareiasaurus Beds, Endothiodon Beds, Cistecephalus Beds und Lystrosaurus Beds, die wir hier als Unterabteilungen der Beaufort-Serie betrachten wollen, ganz verschiedene Arten terrestrischer Reptilien enthalten.

Die Fauna der Beaufortschichten besteht in ihrem weitaus überwiegenden Teile aus Reptilien, gegen die die wenigen Vertreter der Stegocephalen (12) ganz zurücktreten. Durchweg sind es aber so fremdartige Formen, die uns durch die Grabungen in den Schichten der Beaufortgruppe bekannt geworden sind, daß wir uns zunächst mit der Morphologie dieser Typen eingehender beschäftigen müssen, um zu greifbaren Vorstellungen von dem Aussehen und der Lebensweise dieser Formen gelangen zu können.

Die Reptilien, die wir bisher in den Beaufortschichten der Kapkolonie gefunden haben, gehören keiner der heute noch lebenden Gruppen an. Es sind höchst fremdartig anmutende Typen, die uns da entgegentreten und es hat lange gedauert, bis wir über die Organisation dieser altertümlichen Formen ein halbwegs klares Bild gewinnen konnten.

Obwohl die ersten Funde dieser zwar eigenartig spezialisierten, aber doch primitiven Reptilienformen auf dem Boden Südafrikas gemacht und schon seit langer Zeit eingehendere Untersuchungen über diese Reste angestellt worden sind, so sind wir doch erst durch die Funde einer größeren Zahl von Gattungen permokarbonischer

Reptilien in den südlichen Teilen der Vereinigten Staaten Nordamerikas, namentlich in Texas, über die systematische und phylogenetische Stellung dieser südafrikanischen Formen genauer unterrichtet worden. Besonders haben wir uns die Untersuchungen von SAMUEL WENDELL WILLISTON, des leider viel zu früh verstorbenen ausgezeichneten amerikanischen Paläozoologen, über eine Fülle von Fragen aus dem Bereiche der sich um diese permischen Reptilien gruppierenden Probleme Licht verbreitet, so daß wir heute schon viel klarer sehen, als dies zu der Zeit der Fall war, in der die ersten Beschreibungen der Karrooreptilien erfolgten und das Interesse der wissenschaftlichen Kreise in hohem Grade in Anspruch zu nehmen begannen.

Wir wissen jetzt, daß in der Permzeit eine Gruppe von Reptilien lebte, die sich zwar bereits in eine große Zahl verschiedener Stämme gespalten erweist, aber doch durch eine Anzahl gemeinsamer Züge zu einer phylogenetischen Einheit verbunden erscheint (13). Wir bezeichnen diese Gruppe von Reptilien, den wir den Charakter einer „Stammgruppe" zuerkennen müssen, als die Cotylosaurier. Früher, bevor man in die Morphologie der Cotylosaurier einen genaueren Einblick hatte, war man über die Wege, die von den Amphibien zu den Reptilien führten, noch sehr im Unklaren und die Vorstellungen, die sich noch da und dort in den Publikationen jener Forscher ausgesprochen finden, die sich zwar mit phylogenetischen Fragen auf dem Gebiete der Wirbeltiere beschäftigen, aber sich um die historischen Dokumente in Gestalt der fossilen Überreste gar nicht oder doch nur sehr wenig bekümmern, stellen sozusagen noch einen Niederschlag der Anschauungen dar, die man vor der genaueren Erforschung der nordamerikanischen und südafrikanischen Cotylosaurier hatte. Diesen Vorstellungen zufolge sollten die Reptilien auf einen Ausgangstypus zurückgehen, der in der Gegenwart durch die neuseeländische Brückenechse (Sphenodon oder Hatteria) vertreten sein sollte, während wir heute wissen, daß dieser Typus aus dem Stamme der Rhynchocephalen zwar in mancher Hinsicht primitive Züge bewahrt hat, aber doch schon eine wesentlich höhere Spezialisationsstufe in der Entwicklungsgeschichte der Reptilien darstellt als die Cotylosaurier.

Durch die Entdeckung einer größeren Zahl von Cotylosauriern, namentlich in den permokarbonischen Schichten von Texas, sind nunmehr die Lücken zwischen ihnen und den temnospondylen Stegocephalen, die man auch als die Gruppe der Rhachitomi bezeichnet, fast ganz geschlossen worden (14). Zwischen der Stegocephalengattung Trimerorhachis (Fig. 476) und der Reptiliengattung Seymouria (Fig. 477) bestehen nur ganz unbedeutende Unterschiede, so

daß die Verbindung zwischen den Amphibien und Reptilien durch den Fund dieser letztgenannten Gattung aus dem Permokarbon in Texas heute bereits als erwiesen betrachtet werden darf, wie dies aus den Untersuchungen von F. BROILI, S. W. WILLISTON und D. M. S. WATSON (15) hervorgeht.

Seitdem wir wissen, daß die Cotylosaurier ebenso wie die Stegocephalen ein geschlossenes Schädeldach besaßen, das also nicht wie bei den meisten höheren Reptilienordnungen durch „Schläfen-

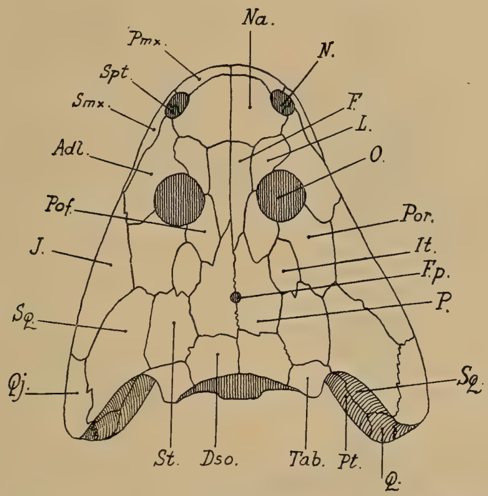


Fig. 476. Schädeldach von Trimerorhachis insignis, Cope, aus dem Perm von Texas, Rekonstruktion in etwa $^3/_8$ natürlicher Größe mit Benützung der von R. BROOM, F. v. HUENE und S. W. WILLISTON veröffentlichten Abbildungen. Das Vorhandensein eines Septomaxillare ist hier nach Analogie von Trimerorhachis mesops angenommen. *Adl.* = Adlacrymale. *Dso.* = Dermosupraoccipitale. *F.* = Frontale. *Fo.pa.* = Foramen parietale. *It.* = Intertemporale. *Ju.* = Jugale. *L.* = Lacrymale. *N.* = Nasenöffnung. *Na.* = Nasale. *O.* = Augenöffnung. *P.* = Parietale. *Pmx.* = Prämaxillare. *Pof.* = Postfrontale. *Por.* = Postorbitale. *Pt.* = Pterygoid. *Q.* = Quadratum. *Qj.* = Quadratojugale. *Smx.* = Supramaxillare. *Spt.* = Septomaxillare. *Sq.* = Squamosum. *St.* = Supratemporale. *Tab.* = Tabulare.
(Aus O. ABEL, die Stämme der Wirbeltiere, 1919.)

fenster“ durchbrochen gewesen ist, bestehen im Baue des Schädels zwischen Cotylosauriern und Stegocephalen keine Gegensätze mehr. Der einzige Unterschied, der nach den letzten Untersuchungen WATSONs über die Gattung Seymouria zwischen dieser Gattung und den Stegocephalen übrig geblieben ist, beschränkt sich auf die Verschiedenheiten im Aufbaue der Wirbelkörper (13).

Bei den Säugetieren wird der knöcherne Wirbel im erwachsenen Zustande scheinbar aus einem einheitlichen Knochen gebildet. Unter-

suchen wir jedoch z. B. den Rumpfwirbel eines jugendlichen Exemplars, so sehen wir zunächst, daß die scheibenförmigen Endflächen, die Epiphysen, nicht mit dem Wirbelkörper verwachsen, sondern noch frei sind. Noch jüngere Entwicklungsstadien zeigen aber weiter, daß der das Dach des Rückenmarkskanales bildende Dornfortsatz oder die Neurapophyse von dem Wirbelkörper durch Nähte getrennt ist und daß der Dornfortsatz selbst aus zwei symmetrischen Stücken besteht. Ungefähr den gleichen Aufbau zeigt auch ein Vogelwirbel oder ein rezenter Reptilienwirbel aus der Rumpfregion; wenn wir dagegen den Rumpfwirbel eines primitiven Reptils, also eines Cotylosauriers, mit dem eines höher spezialisierten Reptils, wie sie uns in der Gegenwart entgegentreten, vergleichen, so sehen wir, daß sich hier ein wichtiger Unterschied bemerkbar macht, indem an der Unterseite und Vorderseite des Wirbelkörpers ein keilförmiges Knochenstück vor dem freilich viel größeren Wirbelkörper liegt, das den höher spezialisierten Reptilien in der Rumpfwirbelregion fehlt, dagegen in der Schwanzregion in Gestalt der sogenannten Hämapophysen (oder „Chevron Bone" oder „Os-en-V") am Vorderrande der Unterseite des Wirbelkörpers liegt und einen knöchernen Schutz der Aorta bildet, worauf der Name „Hämapophyse" hinweist. Dieses Wirbelelement ist dasselbe, das sich bei primitiven Reptilien auch noch in der Rumpfregion findet und hier meist als „Interzentrum" bezeichnet worden ist, während es bei den Stegocephalen unter dem Namen „Hypozentrum" unterschieden zu werden pflegt. Dieses keilförmige Wirbelelement besteht ursprünglich aus zwei symme-



Fig. 477. Rekonstruktion des Skelettes von Seymouria baylorensis, Broili, aus dem Perm von Texas. Ungefähr $^1/_5$ der natürlichen Größe. (Nach S. W. WILISTON.)

trischen Stücken, die den Basiventralia der Fische entsprechen; der Wirbelkörper der Reptilien, Vögel und Säugetiere besteht jedoch der Hauptsache nach aus gleichfalls ursprünglich paarig angelegten Elementen, die den Interventralia der Fische homolog sind. Die Dornfortsätze oder Neurapophysen sind in allen Gruppen der Wirbeltiere homolog und werden als die Basidorsalia bezeichnet. Zu diesen drei Paaren von Elementen, die in verschiedenem Grade und sehr verschiedener Ausbildung am Aufbaue des Wirbelkörpers innerhalb der großen Stämme der Wirbeltiere beteiligt sind (13), treten bei den Stegocephalen noch als obere Schlußstücke die über den Interventralien liegenden Interdorsalia hinzu, die jedoch bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren gänzlich verloren gegangen sind. Die scheibenförmigen Endstücke der Wirbelkörper, die Wirbelepiphysen, sind allein bei den Säugetieren ausgebildet und fehlen allen anderen Wirbeltierstämmen.

Während sich nun bei dem „rhachitomen" Stegocephalen die Basiventralia noch in durchaus normaler Entwicklung und Ausbildung vorfinden, ist das den Basiventralia homologe „Hypozentrum" oder „Interzentrum" bei den Cotylosauriern nur mehr in stark reduziertem Zustande anzutreffen. Dies ist eigentlich der einzig wichtige, aber auch nur graduelle Unterschied zwischen einer typischen Stegocephalengattung aus dem Stamme der Rhachitomi, wie z. B. Trimerorhachis und der bereits zu den Reptilien gestellten Cotylosauriergattung Seymouria. Ein weiterer, wenn auch weniger wichtiger Gegensatz zwischen dem Aufbaue eines Cotylosaurier- und dem eines Stegocephalenwirbels liegt in der stärkeren Ausbildung der Dornfortsätze sowie in der mehr horizontalen Stellung der Wirbelgelenke oder Zygapophysen bei den Cotylosauriern. Dazu kommt noch, daß bei den Cotylosauriern in der oberen oder proximalen Reihe der Fußwurzelknochen nur zwei knöcherne Elemente nachgewiesen werden konnten, doch ist dieses letztere Merkmal, worauf WATSON aufmerksam gemacht hat, nicht von besonderer Wichtigkeit. Die genannten Unterschiede stellen sich aber bei genauerer Prüfung nur als graduelle dar und können nicht etwa dagegen ins Treffen geführt werden, daß die Cotylosaurier als die unmittelbaren Nachkommen der temnospondylen Stegocephalen anzusprechen sind.

Diesem Kreise sehr primitiver Reptilien gehören nun auch die verschiedenen Reptilientypen an, die aus den Beaufortschichten Südafrikas bekannt geworden sind.

Zu den am besten erhaltenen und daher am genauesten untersuchten Gattungen südafrikanischer Cotylosaurier gehört Pareiasaurus und die ihm zunächst stehende Gattung Bradysaurus, die durch ein

fast vollständig erhaltenes Skelett (Bradysaurus Baini) schon seit längerer Zeit bekannt ist, dem sich aber in den letzten Jahren noch eine Reihe weiterer Funde vorzüglich erhaltener Skelette angeschlossen haben.

Schon im Jahre 1838 entdeckte ANDEW GEDDES BAIN im Gebiete von Blinkwater in der Kapkolonie den Schädel und einen großen Teil des übrigen Skelettes eines großen Reptils, das Sir RICHARD OWEN unter dem Namen Pareiasaurus serridens beschrieb (16). Unsere Kenntnisse von dem Baue dieses Tieres blieben jedoch ziemlich geringe, bis H. G. SEELEY im Jahre 1888 einen Schädel und die Wirbelsäule von Pareiasaurus bombidens bekannt



Fig. 478. Skelett von Bradysaurus Baini, Seeley, aus den Pareiasaurus Beds (untere Beaufortschichten, Permformation) von Tamboer Fontein, Kapkolonie. Körperlänge ungefähr 3 m. — Die Reproduktion des im British Museum of Natural History befindlichen Originals stellt das Tier in etwa $^1/_{20}$ der natürlichen Größe dar.
(Nach A. SMITH WOODWARD, aus dem Guide to the Fossil Reptiles, Amphibians, and Fishes, Dept. of Geol. and Palaeont., Brit. Mus., London 1910.

machte. Wenige Jahre später kam ein weiteres, vollständiges Skelett eines Pareiasaurus bei Tamboer Fontain in der Kapkolonie zum Vorschein, das von SEELEY als Pareiasaurus Baini (jetzt: Bradysaurus Baini) beschrieben wurde (17) und das im Britischen Museum in London aufbewahrt wird (Fig. 478). Ungenaue Abbildungen dieses Skelettes sind in viele Handbücher und Lehrbücher übergegangen.

Durch spätere Untersuchungen von E. T. NEWTON, A. SMITH WOODWARD, R. BROOM und J. VERSLUYS über Einzelheiten des Schädelbaues wurden wir immer besser über diese merkwürdige Cotylosauriertype unterrichtet; die letzten, sehr eingehenden Untersuchungen über einen Schädel von Pareiasaurus, den D. M. S. WATSON

bei der Farm Hottentots Rivier, Gouph, bei Beaufort West in der Kapkolonie fand und 1914 beschrieb (18), haben uns über so viele Einzelheiten des Schädelbaues dieses Reptils unterrichtet, daß wir nunmehr eine ziemlich genaue Vorstellung vom Körperbaue dieser Reptilien besitzen und ihr Lebensbild wenigstens in groben Umrissen zu rekonstruieren vermögen.

Bradysaurus Baini war ein ungewöhnlich plump gebautes Tier, das etwa 3 m Länge erreichte. Der stämmige Rumpf saß sehr kräftigen Gliedmaßen auf, und besonders der Oberarmknochen und der Oberschenkelknochen sind stark und sehr massiv gebaut. Der Schultergürtel und Beckengürtel sind gleichfalls ungewöhnlich massiv. Durch den Umstand, daß sowohl die Oberarme wie die Oberschenkel eine Richtung besaßen, die ungefähr senkrecht zur Körperachse stand, so daß bei normaler Standstellung die Ellbogen und Knie durch die volle Länge der Humeri und Femora sowie den Abstand der proximalen Gelenkenden der beiden Knochenpaare voneinander getrennt waren, erscheint der Rumpf sehr niedrig gestellt. Damit steht die Kürze des Schwanzes in Verbindung; er ist bei dem von SEELEY beschriebenen Exemplar (Fig. 478) verkrümmt, hat aber normal mit seiner Spitze wohl den Boden erreicht. Die Wirbelkörper sind bikonkav („amphicoel") und im Bereiche des Rippenkorbes finden sich zwischen den eigentlichen Wirbelkörpern, die, wie bei allen Reptilien, Vögeln und Säugetieren von den Interventralien gebildet werden, noch Hypozentren oder „Interzentren" eingeschaltet, wie dies der primitiven Stellung der Cotylosaurier im Stamme der Reptilien entspricht. Alle 18 präsakralen Wirbel tragen (mit Ausnahme des Atlas) jederseits eine einheitliche Gelenkgrube für den Rippenkopf. Auf die vier nicht miteinander verschmolzenen Sakralwirbel folgen 30 rasch an Größe abnehmende Schwanzwirbel, die zwar insgesamt Dornfortsätze und Hämapophysen tragen, aber vom 6. Schwanzwirbel an gegen hinten zu mehr und mehr seitlich komprimiert erscheinen und eine Verkrümmung der Querfortsätze zeigen.

Der Schädel weist ein allseitig geschlossenes Schläfendach auf und nur an der Hinterwand des Schädels finden sich zu beiden Seiten des einheitlichen Gelenkkopfes für den ersten Halswirbel Durchbrüche. Der Schädel hat also in dieser Hinsicht durchaus den primitiven Charakter des normalen Stegocephalenschädels bewahrt. Die Kiefer sind mit einer dichtstehenden Reihe gleichförmiger und gleichgroßer Zähne besetzt, deren Kronen komprimiert und in frischem Zustande gezackt sind. Aus diesem Gebißtypus ist mit Sicherheit zu erschließen, daß sowohl Pareiasaurus als auch die ihm nahestehende Gattung Bradysaurus nicht karnivore, sondern herbivore Typen gewesen sind. Auffallend ist das Vorhandensein von

mehreren Doppelreihen kleiner Zähne auf den verschiedenen Elementen des knöchernen Gaumendaches, eine Erscheinung, der wir auch bei verschiedenen anderen Cotylosauriern begegnen (Fig. 479).

Der Unterkiefer von Pareiasaurus und Bradysaurus trägt an seinem Vorderende auf der Unterseite einen kleinen Höcker, dem in der halben Länge des Unterkiefers, gleichfalls auf dessen Unterseite, ein zweiter, stärkerer folgt; beide Höcker sind wohl am ehesten als Muskelansatz zu deuten.

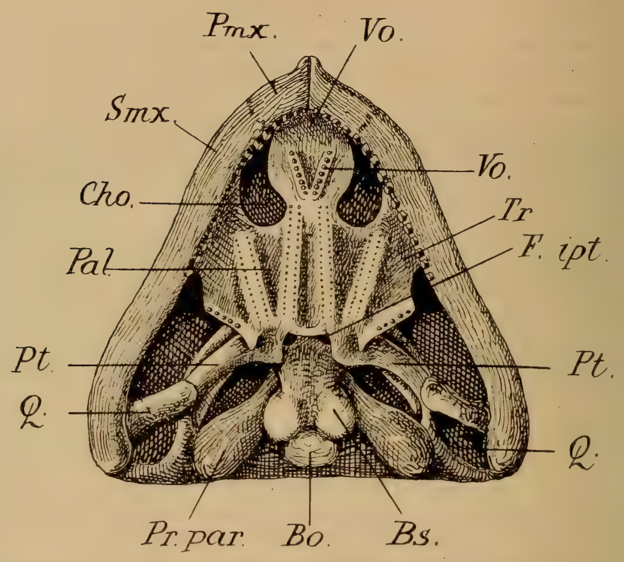


Fig. 479. Gaumenansicht des Schädels von Bradysaurus Baini, Seeley, aus dem Perm Südafrikas, ungefähr in $^1/_6$ der natürlichen Größe. (Rekonstruktion auf Grundlage der Abbildungen von R. Broom, 1910, H. G. Seeley, 1893, A. Smith Woodward, 1898, E. T. Newton, 1894, J. Versluys, 1912.)
(Aus O. Abel, die Stämme der Wirbeltiere, 1919.)

Bo. = Basioccipitale. *Bs.* = Basisphenoid. *Cho.* = Choane. *F. ipt.* = Fossa interpterygoidea. *Pal.* = Palatinum. *Pmx.* = Praemaxillare. *Pt.* = Pterygoid. *Pr. par.* = Processus paroccipitalis. *Q.* = Quadratum. *Smx.* = Supramaxillare. *Tr.* = Transversum. *Vo.* = Praevomer (nach den neueren Untersuchungen von D. M. S. Watson ist jetzt sichergestellt, daß die Praevomeres (Broom) vom Vomer der Säugetiere verschieden sind und daß der letztere dem Parasphenoid der primitiven Tetrapoden entspricht, während die Praevomeres den „ossa paradoxa" der Monotremen entsprechen und daher nicht mit dem Vomer homologisiert werden dürfen).

Für die Rekonstruktion des Lebensbildes von Pareiasaurus und Bradysaurus sind die Knochenschilder von Bedeutung, die in Verbindung mit den Skelettresten dieser Cotylosaurier gefunden worden sind; es sind schwache, dünne und glatte Schilder, die wahrscheinlich nicht den ganzen Rumpf bekleideten, sondern nur die Mittellinie des

Rückens bedeckten. Eine nahestehende Gattung aus den Beaufortschichten der Kapkolonie, die BROOM als Propappus (19) beschrieb, zeigt jedoch eine dichtstehende Bepanzerung des Rückens mit skulpturierten Knochenplatten und ebenso hat auch eine im Perm Nordrußlands (an der nördlichen Dwina, Gouv. Wologda) gefundene, mit den südafrikanischen Formen nahe verwandte Art, Pareiasaurus

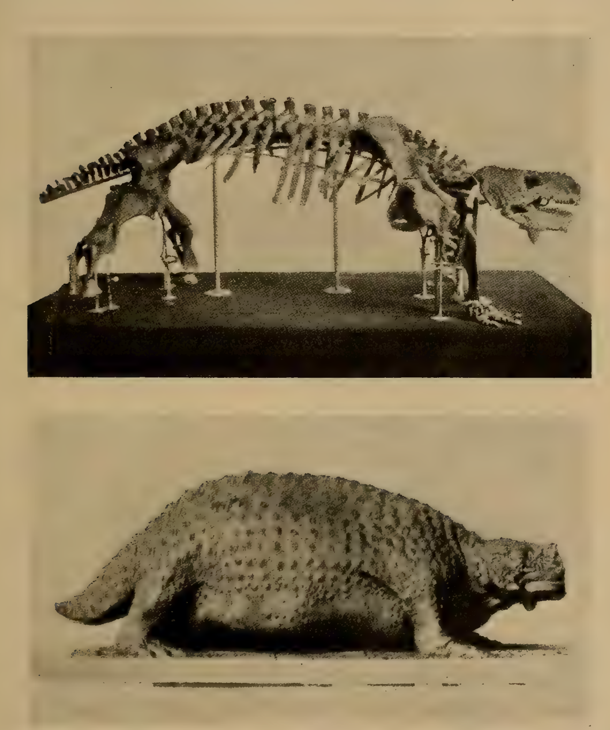


Fig. 480. Pareiasaurus (Bradysaurus) Karpinskyi, aus dem Perm zwischen dem Wytschedga- und Lusafluß, rechtes Ufer der Dwina, Nordrußland. Nach einer Photographie von Prof. AMALITZKY (Warschau). — Oben: Skelett, in vielen Teilen, wie z. B. in der Region des Schultergürtels und der Arme, unrichtig rekonstruiert, unten: Modellrekonstruktion des Tieres. (Aus: H. N. HUTCHINSON, „Extinct Monsters", 1910.)

Karpinskyi, einen solchen Panzer besessen. Professor AMALITZKY in Warschau hat eine Rekonstruktion dieser nordrussischen Art entworfen, die die ganze Oberseite des Rumpfes mit halbkugeligen Buckeln gepanzert zeigt (20); es ist jedoch leider bis jetzt nicht möglich, sich ein zutreffendes Bild über die Grundlagen dieser Re-

konstruktion zu machen, da eine genaue Beschreibung dieser schon vor vielen Jahren gemachten Funde noch immer aussteht (Fig. 480).

Jedenfalls sind die Pareiasaurier ohne Ausnahme sehr langsame und schwerfällige Tiere gewesen, die sich unbeholfen von einer Futterstelle zur anderen bewegten und die vielleicht dieselbe Rolle spielten wie die Glyptodonten, die sich in der Plistozänzeit in Südamerika zu riesenhaften Formen entwickelt haben, gleichfalls herbivor gewesen sind und gegen Angriffe von Raubtieren vor allem durch ihren schildkrötenartigen Rückenpanzer geschützt waren, sich aber auch noch durch Schläge ihres mit Stachelringen oder morgensternähnlichen Stacheln besetzten Schwanzes sehr wirksam gegen Angriffe verteidigen konnten.

Stellen uns die verschiedenen Arten und Gattungen der Pareiasauriden den ersten eigenartigen Typus aus der permischen Großtierfauna der Karroo dar, so bilden die sich um die Gattungen Dicynodon

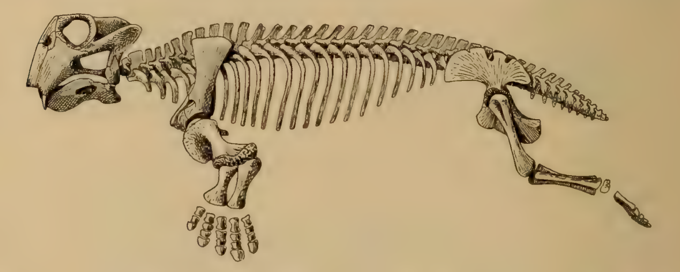


Fig. 481. Rekonstruktion des Skelettes von Lystrosaurus latirostris, Owen, aus den Lystrosaurus-Schichten der Kapkolonie. Körperlänge etwa 80 cm. (Nach M. D. S. WATSON.)

und Udenodon gruppierenden Formen einen zweiten Kreis merkwürdiger Typen, die wir nunmehr näher ins Auge fassen wollen.

Am genauesten bekannt ist die Gattung Dicynodon (21), zu der ungefähr ein Dutzend Arten gestellt werden. Die auffallendsten Merkmale bietet der Schädel sowohl in seiner Gesamtform wie in den Einzelheiten seines anatomischen Baues dar. Die Kiefer sind bis auf je einen großen Hauer am Vorderende der Oberkiefer, der jedoch möglicherweise nur dem männlichen Geschlechte eigentümlich ist, gänzlich zahnlos und waren aller Wahrscheinlichkeit nach ähnlich wie bei den Schildkröten mit scharf schneidenden Hornscheiden besetzt. Durch die Reduktion des Gebisses in Verbindung mit dem Stoßzahnpaare erinnert Dicynodon sehr an den Dugong aus dem Stamme der Sirenen oder Seekühe, bei dem gleichfalls eine Reduktion des Gebisses zu beobachten ist, die bei der ausgestorbenen STELLERschen Seekuh (Rhytina Stelleri) sogar zu einem gänzlichen

Verluste des Gebisses geführt hat. Es ist daher wahrscheinlich, daß Dicynodon ebenso wie seine Verwandten Pflanzenfresser gewesen sind, und die Untersuchungen von D. M. S. WATSON (22) haben sogar noch in mehreren anderen Punkten eine adaptive Übereinstimmung mit den Sirenen ergeben, soweit dies die den Dicynodonten verwandte Gattung Lystrosaurus (Fig. 481) betrifft. Ob jedoch die Lebensweise aller Dicynodonten jener der Sirenen ähnlich war, ist zweifelhaft; verschiedene Argumente sprechen dafür, daß zwar die jüngere Gattung Lystrosaurus, wie wir noch später zu besprechen haben werden, eine aquatische Type war, die eine den Sirenen oder den Flußpferden ähnliche Lebensweise geführt zu haben scheint, während die sich um die Gattung Dicynodon gruppierenden älteren Gattungen der Dicynodontier zu den terrestrischen Typen der permischen Karrooablagerungen zu zählen sind. Als Nahrung dieser Reptilien, deren Größe zwischen der einer Ratte und der eines kleinen Flußpferdes schwankte, können dann aber wohl nur Landpflanzen in Betracht kommen. Die Ähnlichkeit, die mit den Schnauzenformen der Schildkröten besteht, würde dann vielleicht als eine durch gleichartige Nahrungsweise hervorgerufene und bedingte anzusehen sein. Wenn es, wie wir später zu zeigen versuchen werden, wahrscheinlich ist, daß die permische Karroo einen Steppencharakter, ja vielleicht stellenweise sogar einen Wüstencharakter besaß, würden wir vielleicht als Nahrung der Dicynodonten irgendwelche bisher noch unbekannte „Sukkulenten", d. h. fleischige, saftige Pflanzen, anzunehmen haben.

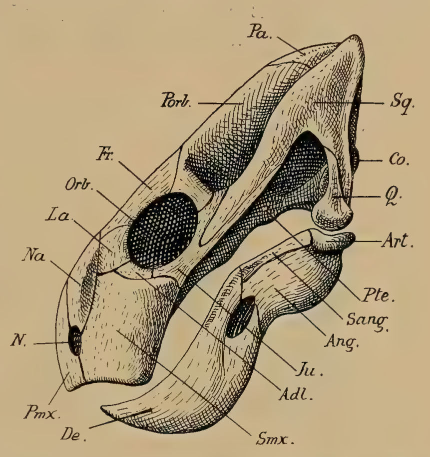


Fig. 482. Udenodon gracilis, R. Broom, aus dem Perm Südafrikas. $^2/_3$ der natürlichen Größe. Schädel in normaler Stellung zur Horizontalebene. — Rekonstruktion von R. BROOM, umgezeichnet.
Adl. = Adlycramale. *Ang.* = Angulare. *Art.* = Articulare. *Co.* = Condylus occipitalis. *Fr.* = Frontale. *Ju.* = Jugale. *La.* = Lacrymale. *N.* = Nasenöffnung. *Na.* = Nasale. *Orb.* = Orbita. *Pa.* = Parietale. *Pmx.* = Praemaxillare. *Porb.* = Postorbitale. *Pte.* = Pterygoid. *Q.* = Quadratum. *Sang.* = Supraangulare. *Smx.* = Supramaxillare. *Sq.* = Squamosum. *De.* = Dentale.

Zu den auffallenstden anatomischen Besonderheiten des Schädels aller Dicynodontier gehört die Länge des Squamosums, das nicht

nur eine ungewöhnliche Größe besitzt, sondern einen langen Fortsatz nach unten entsendet, der an seinem unteren Ende ein kleines Quadratum trägt, das seinerseits die Verbindung mit dem Unterkiefer vermittelt (Fig. 482). Eine weitere auffallende Erscheinung besteht in der weit nach hinten verschobenen Lage der hinteren Nasenöffnungen oder Choanen auf der Gaumenseite des Schädels (Fig. 483). Diese Stellung der Choanen ist dadurch zustande gekommen, daß sich von den Supramaxillaria und den Palatina Fortsätze über das Hinterende der Choanen legen und so ein sekundäres Gaumendach bilden, ähnlich wie dies auch bei verschiedenen anderen fossilen und lebenden Reptilien zu beobachten ist, aber in seiner physiologischen Bedeutung bisher noch nicht verständlich geworden ist. Wahrscheinlich hängt diese Verschiebung der Choanen nach

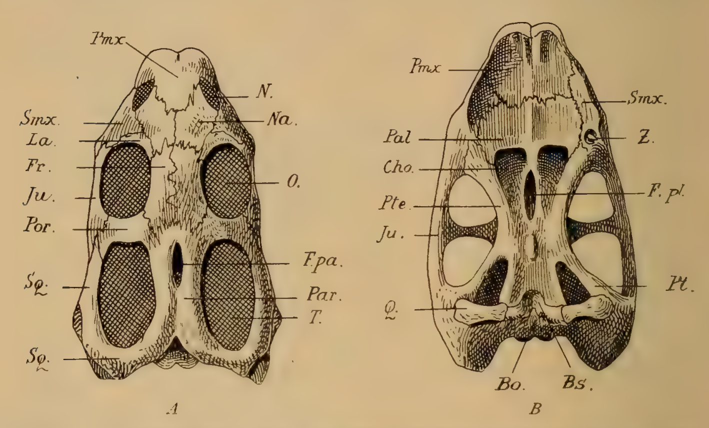


Fig. 483. Udenodon pusillus, Jaekel, ein kleiner Dicynodontier aus dem Perm der Kapkolonie. *A* Schädel von der Oberseite, *B* von der Unterseite gesehen, zum Teil rekonstruiert, in natürlicher Größe. Original im naturhistorischen Museum in Hamburg. (Nach O. Jaekel.)

Bo. = Basioccipitale. *Bs.* = Basisphenoid. *Cho.* = Choane. *F. pl.* = Fenestra palatinalis mediana. *F. pa.* = Foramen parietale. *Fr.* = Frontale. *Ju.* = Jugale. *La.* = Lacrymale. *N.* = Nasenöffnung (Naris). *Na.* = Nasale. *Orb.* = Orbita. *Par.* = Parietale. *Pal.* = Palatinum. *Porb.* = Postorbitale. *Pmx.* = Praemaxillare. *Pt.* = Pterygoid. *Smx.* = Supramaxillare. *Sq.* = Squamosum. *T.* = Temporalfenster.

hinten mit einer eigentümlichen Art des Schluckens zusammen, doch müssen uns erst eingehendere Vergleiche und Untersuchungen an lebenden Formen darüber Aufschluß geben, bevor wir über die Funktion des sekundären Gaumendaches bei fossilen Formen ein Urteil fällen dürfen. Jedenfalls ist die Ausbildung des sekundären Gaumens in verschiedenen Gruppen der Reptilien unabhängig voneinander erfolgt.

Das Hinterhaupt der Dicynodontier steigt, wie dies z. B. die Rekonstruktion des Schädels von Udenodon gracilis, Broom, zeigt (Fig. 482), sehr schräge nach hinten an, während es bei anderen Gattungen viel steiler steht. Dadurch bekommt das Profil des Schädels von Udenodon einen sehr eigentümlichen Anblick. Verständlich wird diese Schädelform erst dann, wenn wir es versuchen, die Achse des Schädels in der Rekonstruktion des Skelettes nicht möglichst parallel zur Standebene zu stellen, sondern die Schnauzenspitze nach abwärts zu neigen, wie ich dies in der von mir modifizierten Schädelkonstruktion von Udenodon zum Ausdrucke zu bringen versucht habe. Erwähnenswert ist die Ähnlichkeit des Zungenbeinapparates von Udenodon Grayi mit dem der Schildkröten, was in Verbindung mit der schildkrötenartigen Schnabelform

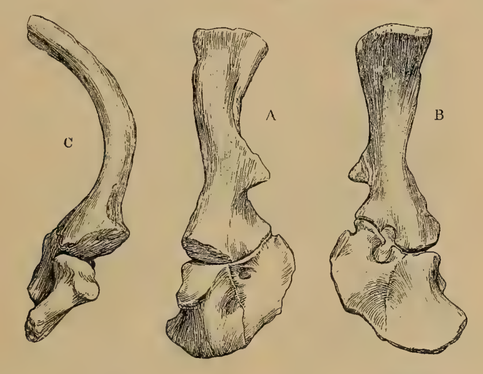


Fig. 484. Rechter Schultergürtel (Scapula, Coracoid und Praecoracoid) von Dicynodon Halli, Watson, aus dem unteren Teile der Cistecephaluszone der Beaufortschichten bei Kults Poort, District Beaufort West, Kapkolonie. — *A* Außenseite, *B* Innenseite, *C* Hinterseite. — $^4/_9$ der natürlichen Größe. (Nach D. M. S. Watson.)

der Dicynodontier einen weiteren Beitrag zu der Auffassung liefert, daß wir uns die Nahrungsaufnahme dieser Tiere ähnlich wie bei den Schildkröten vorzustellen haben, um das Lebensbild und die Lebensgewohnheiten der Dicynodontier annähernd richtig rekonstruieren zu können.

Obwohl wir schon seit längerer Zeit über die Hauptelemente des Schulter- und Beckengürtels sowie die großen Extremitätenknochen der Dicynodontier unterrichtet gewesen sind, so haben uns doch bis in die letzte Zeit die zur vollständigen Klärung des Aufbaues der Gliedmaßen dieser Reptilien notwendigen Grundlagen gefehlt. Erst durch die Entdeckung und Beschreibung eines fast vollständigen Skelettes von Lystrosaurus latirostris, Owen, durch

D. M. S. WATSON (22) sind wir über die zur Rekonstruktion der Gliedmaßen erforderlichen Einzelheiten genügend unterrichtet worden. Weitere Studien desselben Forschers betrafen Gliedmaßenreste eines terrestrischen Dicynodontiers, Dicynodon Halli, Watson. Diese sehr wichtigen Untersuchungen haben ergeben, daß die Scapula und die mit ihr vereinigten Coracoide (Coracoid und Präcoracoid) bei dem sehr gut erhaltenen Exemplare (Fig. 484) aus der Cistecephaluszone bei Kults Poort (District Beaufort West) so im Körper orientiert waren, daß die unteren Ränder der beiden Coracoide nahezu parallel zur Medianlinie des Körpers standen, das Oberende der Scapula jedoch nach vorne gerichtet war, ganz ebenso, wie dies bei Echidna

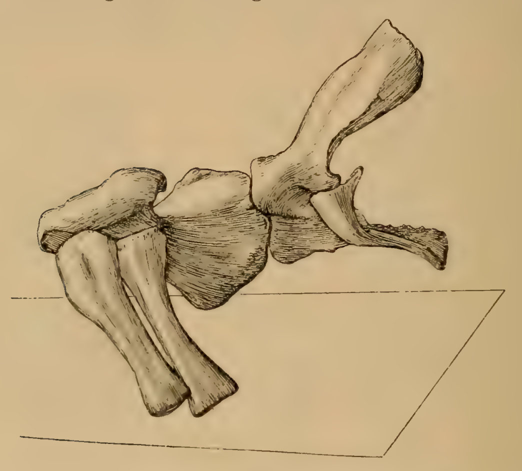


Fig. 485. Rechter Schultergürtel und Armskelett von Dicynodon Halli, Watson (vgl. Fig. 484), in $^4/_9$ der natürlichen Größe. (Nach D. M. S. WATSON.)

und Ornithorhynchus der Fall ist. Daß diese Stellung als die richtige anzusehen ist, geht aus den Artikulationsstellen des Schultergürtels mit den Claviculae hervor; es wäre unmöglich, mit Rücksicht auf diese Gelenkverhältnisse eine andere Stellung als die anzunehmen, die WATSON in der Montierung des Skelettes von Dicynodon Halli zum Ausdrucke gebracht hat (Fig. 485).

Der ungewöhnlich robuste Humerus (Fig. 486) sowie die beiden Unterarmknochen konnten von WATSON unter genauer Berücksichtigung der Verbindungsart der vorzüglich erhaltenen Gelenke genau orientiert werden. Wenn der Schultergürtel in seiner Normallage orientiert ist, so steht der Humerus in seiner am weitesten nach vorne gedrehten Lage in fast rechtem Winkel zur

Medianebene des Körpers und wendet sein Unterende direkt nach außen. Der Unterarm steht im rechten Winkel zu der unteren, verbreiterten Endfläche des Humerus und erscheint in einem Winkel von etwa 45° gegen den Carpus bzw. gegen die Standfläche geneigt. Aus der Kleinheit und Flachheit des radialen Gelenkkopfes geht hervor, daß die mögliche Beugung des Unterarmes gegen den Humerus sehr gering gewesen sein muß. Der Humerus selbst konnte allem Anscheine nach nur in einer Richtung bewegt werden, so zwar, daß er niedergedrückt und nach hinten gerückt werden konnte, und zwar scheint das Maximum dieser Bewegungsmöglichkeit in einem Winkel von etwa 45° gegen die Standfläche gelegen zu haben. Diese Bewegung mußte das Tier vorwärts treiben und die Verlegung des Schwerpunktes auf das von den zwei Hinter-



Fig. 486. Linker Humerus von Dicynodon Halli, Watson (vgl. Fig. 484), von oben und unten gesehen. — 4/9 der natürlichen Größe. (Nach D. M. S. WATSON.)

beinen und dem noch auf dem Boden ruhenden einen Vorderfuß gebildete Dreieck gestattete dem Tiere, den anderen Arm vorwärts zu bringen. Da die Unterarme sehr kurz sind, so konnten sie kaum jemals unter den Körper zu liegen kommen.

Diese Erwägungen WATSONs ergeben, daß die Spurweite von Dicynodon relativ groß und die Schrittweite lang gewesen sein muß. Wir kennen in der Tat Fährten fossiler Reptilien aus den oberpermischen Cutties Hillock Beds von Elgin in Schottland, die von H. G. A. HICKLING 1909 beschrieben und abgebildet worden (23) und nach den Untersuchungen WATSONs über die Gangart von Dicynodon mit größter Wahrscheinlichkeit auf Dicynodonten zu beziehen sind (24). In der Tat liegen aus den Sandsteinen von Cutties Hillock in Schottland Reste der Dicynodontiergattung Gordonia

(Fig. 487) vor (25), so daß durch dieses Zusammentreffen die vermutete Beziehung zwischen den Fährten und den Resten dieser Tiere sehr an Wahrscheinlichkeit gewinnt. Gordonia steht der Gattung Dicynodon, die auch aus dem russischen Perm am rechten Ufer der Dwina im Gouv. Wologda (Fig. 488) bekannt geworden ist sehr nahe und unterscheidet sich von dieser nur durch die geringere Größe der Stoßzähne sowie die allgemein schwächere Ausbildung des Schädeldaches.

Die Gattung Cistecephalus aus dem oberen Perm der Kapkolonie (Cistecephalus Beds) stellt einen hoch spezialisierten Ausläufer des Dicynodontierstammes dar und ist, wie BROOM betont (26), wahrscheinlich als das letzte Entwicklungsstadium dieser Gruppe anzusehen. Der Schädel dieser relativ kleinen Type ist stark verkürzt (27) und erhält dadurch eine auffallende Ähnlichkeit mit dem Schädel einer Testudo (Fig. 489). Die aquatischen Lystrosaurier setzen den Dicynodontierstamm bis in die nach ihnen benannten Lystrosaurus Beds fort, aber aus jüngeren Bildungen sind nur seltene Reste bekannt geworden, die andeuten, daß die Dicynodontier zur Zeit der Ablagerung der triassischen Cynognathus Beds nur mehr in wenigen Vertretern gelebt haben, bevor sie gänzlich erloschen sind (28).



Fig. 487. Rekonstruktion des Schädels von Gordonia Traquairi, Newton, in Seitenansicht. Perm (Unterer New Red Sandstone) von Cutties Hillock bei Elgin in Schottland. Ungefähr 1/6 der natürlichen Größe. (Nach E. T. NEWTON.)

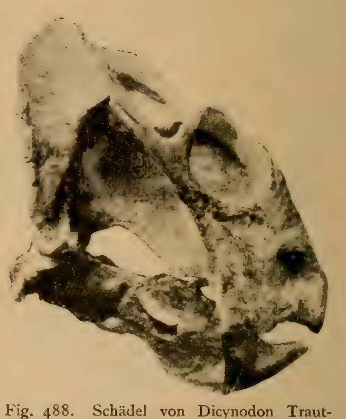


Fig. 488. Schädel von Dicynodon Trautscholdi aus dem Perm des Gouv. Wologda in Rußland. Nach einer Photographie von Prof. AMALITZKY (Warschau.) (Aus H. N. HUTCHINSON, „Extinct Monsters“, 1910.)

Nicht bei allen Dicynodontiern scheint die Stellung der Arme und ihrer Abschnitte dieselbe wie bei Dicynodon Halli, Watson, gewesen zu sein; so geht aus der Gestalt und den Größenverhältnissen der unteren Gelenkenden des Humerus von Kannemeyeria simocephalus,

Weithofer, aus den Cynognathus Beds nach den Untersuchungen WATSONs hervor, daß der Humerus dieser jüngeren Form nicht mehr dieselbe Lage hatte wie bei dem permischen Dicynodon Halli, sondern eher eine Stellung besaß, wie wir sie von der Theriodontiergattung Cynognathus noch näher kennen lernen werden (24).

Die vorstehenden Erörterungen zeigen, wie schwierig es unter Umständen ist, von dem Lebensbilde, das ist in erster Linie von dem Aussehen, der Bewegungsart, der Körperhaltung und der Nahrungsweise eines fossilen Tieres eine annähernd richtige Vorstellung zu gewinnen, wenn die Lebenszeit dieser Formen weit in der geologischen Geschichte zurückliegt und genaue Analogiefälle in der Gegenwart oder in jüngeren Formationen fehlen. Sie zeigen aber auch, daß es durch Vertiefung der Untersuchungsmethoden möglich ist, einen tieferen Einblick in diese Probleme gewinnen und sie ihrer Lösung näher führen zu können, als es früher bei nur oberflächlicher Behandlung dieser Fragen der Fall war.

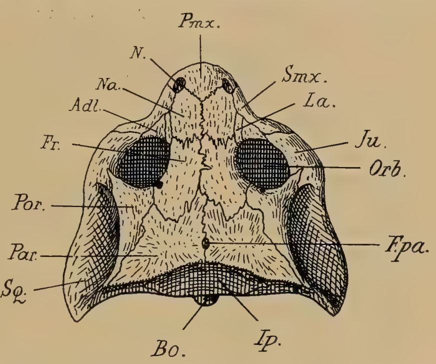


Fig. 489. Rekonstruktion des Schädels von Cistecephalus microrhinus, Owen, in der Oberansicht. — Cistecephaluszone der Beaufortschichten (Perm) der Kapkolonie. — $^2/_3$ der natürlichen Größe. (Nach R. BROOM.) *Ip.* = Interparietale. — Die übrigen Abkürzungen wie auf den vorhergehenden Abbildungen, bes. Fig. 482.

Wir haben uns bei Besprechung der Dicynodontier aus den permischen Karrooschichten wiederholt an Schildkröten erinnert gefunden. Schon seit langer Zeit konnte der Fund einer die Schildkröten mit den Cotylosauriern verbindenden Zwischenform aus permischen Ablagerungen erwartet werden, zumal der Fund einer sehr primitiven Schildkröte (Triassochelys dux, Jaekel) in der oberen Trias von Halberstadt in Deutschland deutlich gezeigt hatte, daß die Wurzel des Chelonierstammes unbedingt bei den Cotylosauriern gesucht werden müsse (13). Verschiedene Untersuchungen über die Frage der Lebensweise der Schildkrötenahnen hatten uns schon vor längerer Zeit zu der Überzeugung geführt, daß die Schildkröten ihre bezeichnenden Merkmale, die in der Erwerbung eines hoch gewölbten Rückenpanzers und eines flachen Bauchpanzers, in der Verschmelzung der Rippen und Wirbeldornen zu einem Knochenschilde und in der Reduktion des Gebisses unter gleichzeitiger Aus-

bildung eines Hornschnabels liegen, nicht bei der Annahme einer aquatischen Lebensweise erworben haben können, da ja bei sekundärer Annahme derselben im Laufe der Stammesgeschichte der Chelonier jene Spezialisationen eintreten, die wir bei den Hochseeschildkröten der Kansaskreide und früher schon, bei den Meeresschildkröten der oberen Juraformation, kennen gelernt haben, und die der Hauptsache nach in einer Reduktion des knöchernen Rückenschildes und Bauchschildes bestehen. Es war zu erwarten, daß in den permischen Ablagerungen Südafrikas oder anderer Gebiete mit terrestrischen Typen aus dieser Zeit eines Tages der Schlüssel zu der Lösung des Problems von der Entstehung der Schildkröten gefunden werden würde. In der Tat hat uns ein glücklicher Fund eines Reptils in der Pareiasauruszone Südafrikas, den D. M. S. WATSON 1914 bekannt machte (29), in dieser Frage um einen wesentlichen Schritt weiter gebracht. Diese Form, von der schon früher spärliche Reste bekannt geworden waren, die H. G. SEELEY unter dem Namen Eunnotosaurus africanus beschrieben hatte, erweist sich durch diesen neuen Fund als eine Type, für die mit Recht der Name eines „Archicheloniers“ oder Schildkrötenahnen aufgestellt wurde, wie dies von WATSON näher dargelegt und von HUENE (30) bekräftigt worden ist (Fig. 490). Bei den Schildkröten liegen bekanntlich sowohl der Schultergürtel wie das Becken nicht vor und hinter, sondern innerhalb der sich zu einem Panzer zusammenschließenden Rippen, eine Spezialisation, deren Entstehung nicht recht verständlich gewesen ist. Durch den Fund des Skelettes von Eunnotosaurus africanus ist nun dieser Vorgang unserem Verständnisse wesentlich näher gerückt worden. Die erste Rippe ist hier nicht so stark verbreitert wie die folgenden, auch die zweite ist relativ schwach und erst von der dritten angefangen tritt die für die späteren Chelonier so bezeichnende Verbreiterung auf; die neunte Rippe ist wieder schwächer und die zehnte und letzte gar nicht verbreitert. Die acht verbreiterten Rippenpaare mit nur einköpfiger Gelenkung an

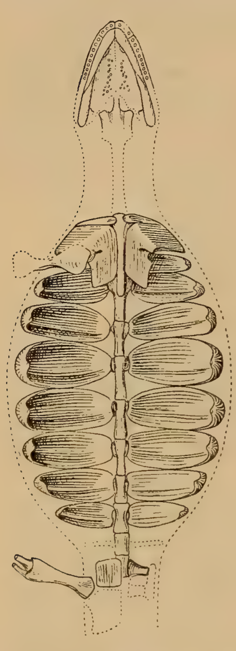


Fig. 490. Rekonstruktion des Skelettes von Eunnotosaurus africanus, Seeley, aus der Pareiasauruszone der Beaufortschichten der Kapkolonie, von der Unterseite gesehen. Verkleinert. (Nach D. M. S. WATSON.)

den Wirbeln biegen sich dicht am Wirbelkörper hoch hinauf, so daß die Dornen der Wirbel wie in einer Rinne liegen; die Verbreiterung erfolgt also unmittelbar unter der Hautfläche, wo keine Muskulatur mehr zwischen den Rippen und der Haut liegt. Dies ist auch, wie HUENE betont, allem Anscheine nach der Grund, weshalb bei den späteren Schildkröten sowohl der Schultergürtel wie das Becken bereits ganz im Inneren des Panzers liegen, weil sich die verbreiternden Rippen nach vorne und nach hinten über die tiefer liegenden Partien des Skelettes ausdehnten.

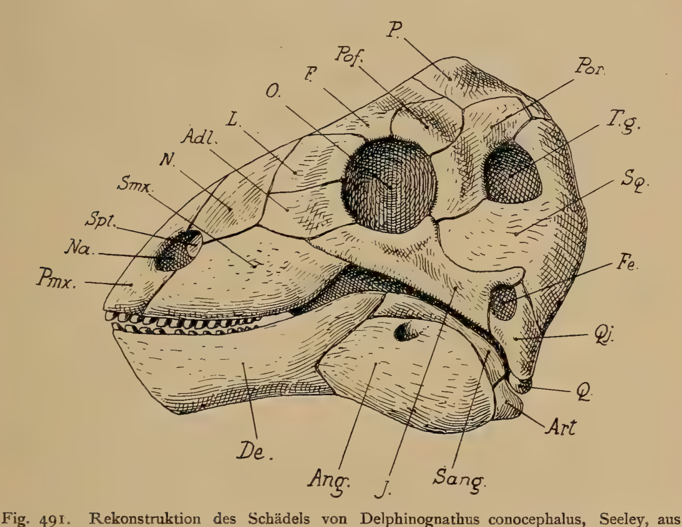


Fig. 491. Rekonstruktion des Schädels von Delphinognathus conocephalus, Seeley, aus dem Perm Südafrikas, in $^1/_4$ natürlicher Größe. (Nach R. BROOM.)

Adl. = Adlacrymale. *Ang.* = Angulare. *Art.* = Articulare. *De.* = Dentale. *F.* = Frontale. *J.* = Jugale. *L.* = Lacrymale. *Na.* = Nasenöffnung. *N.* = Nasale. *O.* = Orbita. *T. g.* = obere Temporalgrube. *P.* = Parietale. *Pof.* = Postfrontale. *Por.* = Postorbitale. *Pmx.* = Praemaxillare. *Q.* = Quadratum. *Qj.* = Quadratojugale. *Smx.* = Supramaxillare. *Spt.* = Septomaxillare. *Sang.* = Supraangulare. *Sq.* = Squamosum. *Fe.* = untere Temporalgrube.

Eunnotosaurus africanus hat seine Zähne noch nicht verloren, sondern besitzt sowohl noch randlich stehende Kieferzähne wie Zähne auf der Gaumenfläche. Allem Anscheine nach ist das Tier ein schwerfälliges Landtier gewesen und es ist noch immer am wahrscheinlichsten, daß die Schildkrötenahnen eine grabende Lebensweise geführt haben (31) und bei dieser, ähnlich wie die Gürteltiere, zuerst eine Verbreiterung der hornigen Rückenschilder erfahren haben, der dann eine Verbreiterung der Rippen und schließlich deren Verwachsung zu einem unbeweglichen Panzer folgte, so wie wir dies

für die Glyptodonten, die Nachkommen gürteltierähnlicher Vorfahren, erweisen können. Auch für Eunnotosaurus werden wir annehmen dürfen, daß dieses schwerfällige Tier eine ähnliche Lebensweise wie etwa unsere heutigen Testudiniden geführt hat.

Den bisher besprochenen herbivoren Formen reihen sich weitere an, die anderen Stämmen der Reptilien angehören. Zu diesen merkwürdigen Typen, von denen bisher meist nur der Schädel näher bekannt ist, zählen in erster Linie die Gattungen Delphinognathus (27) (Fig. 491), Tapinocephalus (32), Moschops, Moschognathus (33) (Fig. 492), sowie mehrere andere noch nicht genauer bekannte Gattungen. Vielleicht sind auch einige noch nicht genügend bekannte Gattungen aus dem Perm Rußlands, wie z. B. Rhopalodon, in die Verwandtschaft dieser südafrikanischen Gattungen einzureihen, wie aus dem Vergleiche der Schultergürtel von Rhopalodon mit den afrikanischen Dinocephaliern, unter welchem Begriffe die genannten Gattungen

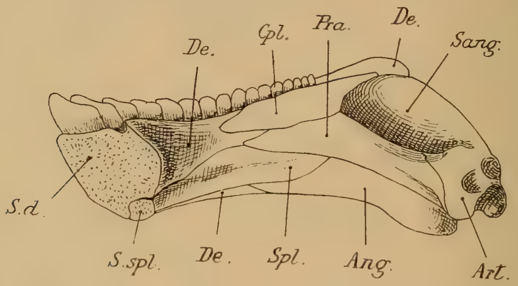


Fig. 492. Innenansicht des Unterkiefers von Moschognathus Whaitsi, Brom, aus den permischen Beaufortschichten der Kapkolonie. Ungefähr $^1/_4$ der natürlichen Größe. (Nach R. Broom.)

Ang. = Angulare. *Art.* = Articulare. *Cpl.* = Complementare. *De.* = Dentale. *Pra.* = Praearticulare. *Sang.* = Supraangulare. *Spl.* = Spleniale. *S. d.* = Symphyse des Dentale. *S. spl.* = Symphyse des Spleniale.

zusammengefaßt werden, hervorzugehen scheint. Watson hat 1917 den Schultergürtel von Rhopalodon aus dem mittleren Perm des Gouv. Kargalinsk im Ural näher untersucht (24) und die nahen Beziehungen zwischen der russischen Form und den afrikanischen wahrscheinlich gemacht. In einer vor kurzem erschienenen Abhandlung (Proceedings of the Zool. Soc. London, March 1921, p. 35, speziell p. 88 u. ff.) hebt Watson gewisse Ähnlichkeiten hervor, die im Schädelbaue des Rhopalodon und der nordamerikanischen Pelycosaurier (z. B. Dimetrodon) bestehen, während in anderen Merkmalen Beziehungen zwischen Rhopalodon und gewissen primitiven Gorgonopsiden (z. B. Gorgognathus) vorhanden zu sein scheinen. Nach diesen letzten Untersuchungen Watsons wird es sehr wahr-

scheinlich, daß Rhopalodon aus dem russischen Perm als ein primitiver Vertreter der Dinocephalier auf europäischem Boden zu betrachten ist. Weitere Untersuchungen werden uns hoffentlich über die morphologische und phylogenetische Stellung dieser eigentümlichen Reptilientype ein klareres Bild verschaffen als dies heute der Fall ist.

Unter den permischen Dinocephaliern Südafrikas fallen einige, wie Delphinognathus (Fig. 491), durch das sonderbare Schädelprofil besonders auf. Das Parietale erhebt sich hier zu einem steilen Höcker; an den Schläfen ist ein oberes und ein unteres Temporalfenster zu beobachten, wie aus den Untersuchungen von R. Broom hervorgeht. Auch bei Tapinocephalus aus den Pareiasaurus Beds der Kapkolonie ist das Schädeldach hoch gewölbt. Bei beiden Gattungen stehen nur wenige gleichförmige kleine Zähne in den Vorderteilen der Kiefer und es ist kaum anzunehmen, daß diese Gattungen Raubtiere gewesen sind; wir werden vermuten dürfen, daß es sich auch in diesen Typen um Pflanzenfresser handelt. Bei



Fig. 493. Rekonstruktion des Skelettes von Cynognathus crateronotus, Seeley, aus den Cynognathusschichten (Trias) der Kapkolonie. Die in der Zeichnung punktierten Knochen sind ergänzt, im wesentlichen nach Microgomphodon eumerus Seeley (Fig. 500). (Nach W. K. Gregory und C. L. Camp).

Tapinocephalus Atherstoni springt die Hinterwand des Schädels weit über das Foramen magnum nach hinten schüsselförmig vor. Auch das Gebiß von Moschognathus Whaitsi (Fig. 492), Broom, spricht mit Entschiedenheit für die Annahme einer herbivoren Nahrungsweise. Wir wissen aber noch zu wenig von den übrigen Skeletteilen dieser Formen, um uns eine genügende Vorstellung von dem Lebensbilde dieser eigentümlichen Typen verschaffen zu können.

Wenn wir uns der Betrachtung der karnivoren Reptilien zuwenden, welche als Zeitgenossen der bisher besprochenen herbivoren Reptilien während der Permzeit in Südafrika gelebt haben, so begegnen wir einer Fülle verschiedener Typen (Fig. 493—504), die in eine große Zahl von Arten und Gattungen geschieden erscheinen. Sie werden in verschiedene Unterordnungen zusammengefaßt, deren Beziehungen zum Teile ziemlich geklärt, zum Teile aber noch dunkel sind (34). Das gemeinsame Merkmal aller dieser Formen liegt in

der Reduktion des Quadratums und des Quadratojugale, eine Erscheinung, die mit einer durchaus geänderten Funktion des Gebisses Hand in Hand geht. Während bei den übrigen Reptilien der Unterkiefer aus einer großen Zahl einzelner Elemente aufgebaut erscheint, ein Merkmal, das die ältesten Reptilien von ihren Vorfahren aus dem Kreise der rhachitomen Stegocephalen übernommen haben, finden wir bei den Therocephaliern ebenso wie bei den Säugetieren, daß der Unterkiefer im wesentlichen nur mehr aus dem in erster Linie funktionierenden Dentale besteht, während die übrigen Elemente schrittweise der Reduktion verfallen. Das Gelenk zwischen Schädel und Unterkiefer wird nicht mehr vom Quadratum und dem Articulare des Unterkiefers gebildet, sondern rückt weiter nach vorne, so daß das hintere Ende der Dentale unmittelbar mit dem Squamosum in Gelenkverbindung tritt und der hintere Abschnitt des Unterkiefers ebenso wie das mit ihm gelenkende Quadratum der Reduktion verfällt.

Die Theriodontier sind durch eine Reihe gemeinsamer Merkmale miteinander verknüpft (35). Bei allen sind die Schädelknochen vollkommen glatt und tragen keine Skulptur mehr wie sie noch die Schädelknochen der Cotylosaurier besitzen, was wir z. B. bei Pareiasaurus gesehen haben. Ferner ist das Schädeldach nicht mehr allseitig geschlossen wie bei den primitiven Reptilien, die dieses Merkmal von den Stegocephalen übernommen haben, sondern es findet sich beiderseits eine tiefe und weite „Schläfengrube". Der Schädel ist meistens schlank und verlängert und hat eine auffallende Ähnlichkeit mit dem Schädel von Raubsäugern, wie dies auch in dem allgemeinen Charakter des Gebisses zum Ausdrucke kommt, das nicht nur deutlich in ein vorderes Greifgebiß und ein hinteres Scherengebiß geschieden ist, sondern an der Grenze zwischen beiden Gebißabschnitten noch einen starken Fangzahn oder Eckzahn jederseits trägt, wodurch die Ähnlichkeit mit dem Gebisse eines karnivoren Säugetieres geradezu überraschend wird. Die Wirbel sind beiderseits schüsselförmig ausgehöhlt, also „amphicoel" und zwei bis vier beteiligen sich an der Zusammensetzung des Sacrums, an das sich ein Becken anschließt, das gleichfalls eine auffallende Säugetierähnlichkeit besitzt. Die Zahl der Phalangen ist in Hand und Fuß auf zwei im ersten Strahl und auf drei in allen übrigen Fingern und Zehen zurückgebildet.

Obwohl es nicht leicht ist, in dem Gewirre von sich kreuzenden Spezialisationen die Fäden aufzufinden, die die einzelnen Theriodontier der permischen und der triadischen Ablagerungen der Karrooformation miteinander verknüpfen, so läßt sich doch ein gemeinsamer Grundzug aller Spezialisationen innerhalb dieser merkwürdigen Reptilien-

gruppe dahin zusammenfassen, daß sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung das Gebiß immer mehr in derselben Richtung spezialisiert, wie bei den Säugetieren. Bei diesen läßt sich eine Differenzierung des Gebisses in Greifzähne, Reißzähne und Scherenzähne oder Mahlzähne beobachten und dieselbe Gliederung des Gebisses je nach den verschiedenen Funktionen der Zähne an verschiedenen Stellen der Kiefer findet sich bei den Theriodontiern wieder. Freilich sind hier bestimmte Unterschiede gegenüber dem Säugetiergebiß zu beobachten; die unteren Reißzähne, die den Eckzähnen der Säugetiere entsprechen, greifen bei den Theriodontiern nicht an den oberen Eckzähnen vorbei, um sich an die Außenseite der Oberkiefer anzulegen, sondern greifen in Gruben vor den oberen Eckzähnen in die Gaumenfläche der Supramaxillaria ein. Auch ist

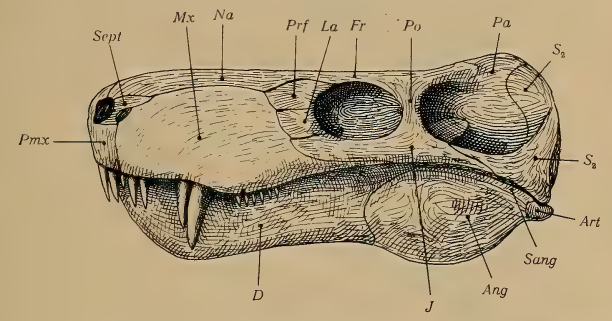


Fig. 494. Rekonstruierte Seitenansicht des Schädels eines Therocephaliers (Aloposaurus gracilis, Broom) aus dem Perm der Kapkolonie, in $^1/_2$ der natürlichen Größe. (Nach R. BROOM.)

Ang = Angulare. *Art* = Articulare. *D* = Dentale. *Fr* = Frontale. *J* = Jugale. *La* = Adlacrymale. *Mx* = Supramaxillare. *Na* = Nasale. *Pa* = Parietale. *Pmx* = Praemaxillare. *Po* = Postorbitale. *Prf* = Lacrymale. *Sang* = Supraangulare. *Sept* = Septomaxillare. S_2 = Squamosum.

es auffallend, daß die Reißzähne der Theriodontier, wie z. B. die Seitenansichten der Schädel von Aloposaurus gracilis, Broom (Fig. 494) und von Scylacosaurus Sclateri, Broom (Fig. 495) aus dem Perm der Kapkolonie zeigen, nicht unmittelbar an der Grenze zwischen den Supramaxillaria und Praemaxillaria stehen, sondern daß vor dem einen oder den zwei Reißzähnen jederseits noch einige oder doch wenigstens ein kleiner Greifzahn stehen, die in Form und Größe den Zwischenkieferzähnen entsprechen und somit in funktioneller Hinsicht zum Greifgebiß gehören. Bei den jüngeren Theriodontiern aus der Trias Südafrikas, wie z. B. bei Cynognathus (Fig. 497), ist dagegen der Reißzahn nur einfach entwickelt und der Vordergrenze des Oberkiefers stark genähert; dies läßt die Vermutung zu, daß

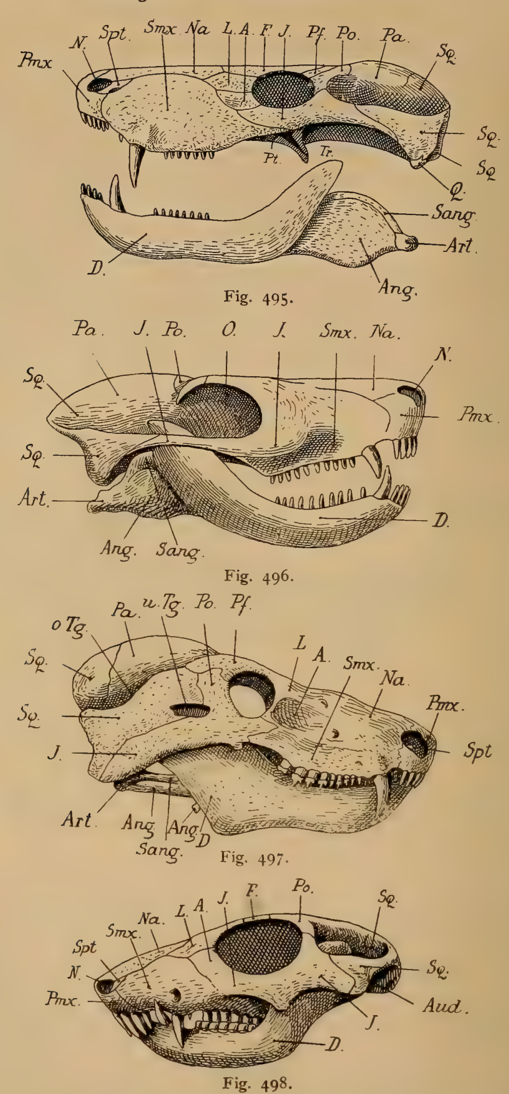


Fig. 495—498. Die Reduktion des hinteren Unterkieferabschnittes bei vier Therocephaliern der Karrooformation der Kapkolonie. Fig. 495: Scylacosaurus Sclateri, Broom, Perm, in $^1/_3$ nat. Gr.; Fig. 496: Bauria cynops, Broom, Trias, in $^3/_5$ nat. Gr.; Fig. 497: Cynognathus crateronotus, Seeley, Trias, in $^3/_5$ nat. Gr.; Fig. 498: Sesamodon Browni, Broom, Trias, in $^3/_5$ nat. Gr. *Aud.* = Gehöröffnung. Die übrigen Abkürzungen wie auf den vorhergehenden Figuren. (Mit Benützung der Abbildungen von R. Broom, D. M. S. Watson und A. Smith Woodward, aus O. Abel, die Stämme der Wirbeltiere).

auch bei den Säugetieren ursprünglich vor den Eckzähnen noch ein oder einige Greifzähne im Oberkiefer standen und daß der Eckzahn seinen so weit nach vorne gerückten Platz erst später im Laufe der phylogenetischen Entwicklung erreicht hat. Hinter den Reißzähnen folgen bei den Theriodontiern mehr oder weniger zahlreiche kleinere Zähne, die bei den höher spezialisierten Formen wie z. B. bei Cynognathus aus der Trias der Kapkolonie (Cynognathus Beds) von den Reißzähnen und den Greifzähnen dadurch sehr verschieden sind, daß sie nicht einspitzig sind, sondern neben einem Hauptzacken je einen vorderen und hinteren Nebenzacken tragen, so daß der Zahn dreispitzig erscheint.

Die Schädelbasis bietet insbesondere im Bereiche der hinteren Nasenöffnungen oder Choanen manche Eigentümlichkeit dar. Zu den auffallendsten gehört bei den spezialisierteren Formen die Entstehung eines sekundären Gaumendaches, wodurch die Choanen weit nach hinten gerückt erscheinen. Bei den permischen Theriodontiern ist dieser sekundäre Gaumen noch nicht zur Ausbildung gelangt und diese Reptilien verhalten sich also in dieser Hinsicht primitiv (Fig. 499), aber bei den triadischen Formen schieben sich zwei Flügel von den Palatina aus gegeneinander und bilden auf diese Weise ein Dach unter den Choanen, deren Öffnung dadurch nach hinten verlagert wird (Fig. 505). In seltenen Fällen sind auch auf den Gaumenbeinen oder Palatina kleine, dichtstehende Zähnchen beobachtet worden, wie z. B. bei Cynognathus, oder sie treten auch auf den Pterygoidea auf (bei Scylacosaurus). Die schon früher erwähnte Reduktion der hinteren Unterkieferpartie kommt bei den permischen Theriodontiern erst in ihren Anfängen zur Geltung, nimmt aber in der Trias stark zu und führt bei Cynognathus zu einer weitgehenden Reduktion von Articulare, Supraangulare, Präarticulare und Angulare (Fig. 497). Bei Sesamodon Browni, Broom, aus der Trias der Kapkolonie (Fig. 498),

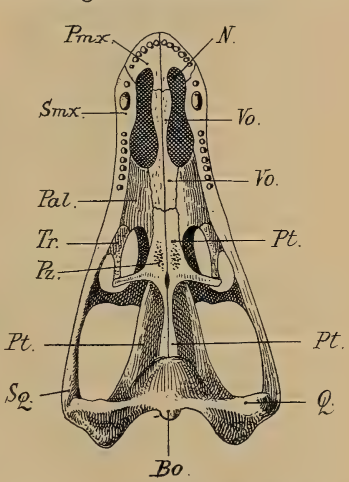


Fig. 499. Gaumenansicht des Schädels von Scylacosaurus Sclateri, Broom (vgl Fig. 495), aus dem Perm der Kapkolonie, in $^{8}/_{21}$ der natürlichen Größe. (Nach R. Broom, 1910.) *Pz.* = Zähnchen auf dem Pterygoid, *N.* = Choane. — Die übrigen Abkürzungen wie in den Figuren 479 ff.

scheint diese Gruppe von Unterkieferknochen überhaupt gänzlich verloren gegangen zu sein, so daß der Unterkiefer bei dieser Form ebenso wie bei den Säugetieren nur mehr aus dem Dentale allein besteht.

Das Skelett der permischen Theriodontier ist noch zu wenig bekannt, als daß es möglich wäre, ein genaues Bild von dem Aussehen und der Körperhaltung sowie von der Bewegungsart dieser Tiere zu gewinnen. Es sind zwar vereinzelte Gliedmaßenabschnitte, Hand- und Fußwurzeln usw. von verschiedenen permischen Arten bekannt, aber diese Funde reichen noch nicht aus, um die Frage zu klären. Erst von der triadischen Gattung Cynognathus ist das Skelett so weit bekannt, daß Untersuchungen über die Stellung der Gliedmaßenabschnitte und die Gangart möglich geworden sind; es liegcn über diese Fragen aus den letzten Jahren wertvolle Untersuchungen von D. M. S. WATSON (24), W. K. GREGORY und C. L. CAMP (36) vor, die uns zu den später darzulegenden Ansichten geführt haben. Zur Entscheidung dieser Frage war das Skelett eines Cynognathiden aus der Trias, der von SEELEY (37) unter dem Namen Microgomphodon eumerus beschrieben worden war, von besonderer Wichtigkeit (Fig. 500).

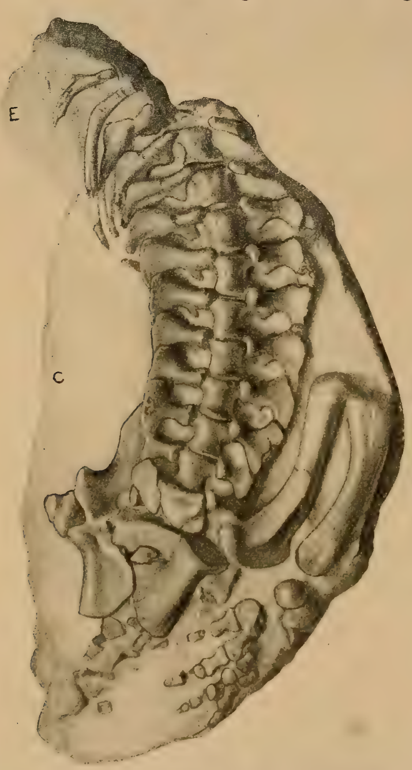


Fig. 500. Skelett eines kleinen Cynognathiden, Microgomphodon eumerus, Seeley, aus den Cynognathus Beds der Kapkolonie. — $^2/_3$ der natürlichen Größe. — Erhalten sind: der hintere Teil der Wirbelsäule mit einzelnen Rippenresten (*E*), die der 11., 12. und 13. Rippe entsprechen könnten, das Becken und die linke Hinterextremität. Das Skelett ist von der Bauchseite gesehen. (Nach H. G. SEELEY.)

Vor allem wäre es eine falsche Vorstellung, wenn wir mit Rücksicht auf die allgemeine große Raubtierähnlichkeit, die der

Schädel eines Cynognathiden zeigt, auch die allgemeine Körpergestalt und die Stellung der Gliedmaßen ebenso wie die Gangart als raubsäugerartig annehmen würden. Das ist keineswegs der Fall und selbst jener hochspezialisierte Theriodontiertypus, der uns in Cynognathus oder Microgomphodon entgegentritt, ist noch immer in jeder Hinsicht als ein typisches Reptil zu bezeichnen. Inwieweit Abweichungen in der Gliedmaßenstellung und Gangart von den primitiveren Reptilien bestehen, die uns z. B. in den Cotylosauriern der Permformation entgegentreten, erhellt schon aus einer oberflächlichen Betrachtung der Skelettrekonstruktion von Cynognathus crateronotus Seeley, besonders aber aus folgenden Ergebnissen der Untersuchungen von Watson, Gregory und Camp:

Zunächst ist festzustellen, daß das Scapulo-Coracoid sein Oberende nicht nach hinten, sondern nach vorne richtet und dadurch in hohem Grade an die gleichen Verhältnisse erinnert, die wir bei Echidna finden. Wird der Schultergürtel des Skelettes in dieser Stellung montiert, so richtet sich die Gelenkgrube für den Humerus nach hinten und außen. Passen wir den Kopf des Humerus in die Gelenkgrube des Scapulo-Coracoids ein, so zeigt es sich, daß der Oberarmknochen in der Normalstellung fast parallel zur Standfläche liegt und die Ellbogen ein wenig nach außen gerichtet gewesen sein müssen. Von den Unterarmknochen von Cynognathus lagen Watson keine Stücke vor, aber eine Untersuchung des unteren Gelenkendes des Humerus von Cynognathus ergab, daß der Unterarm in der Normalhaltung ungefähr einen rechten Winkel mit dem Oberarm gebildet haben mußte. Dagegen sind von Microgomphodon sowohl der Radius als auch die Ulna zum größten Teile bekannt (Fig. 500) und ge-

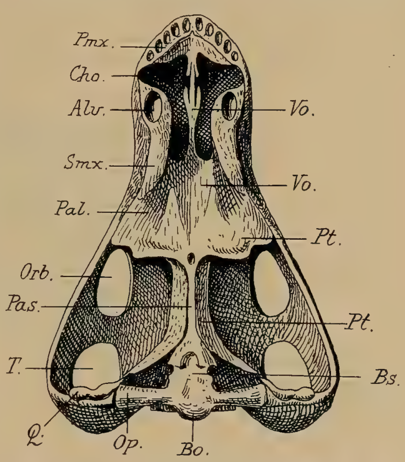


Fig. 501. Gaumenansicht des Schädels von Gorgonops torvus, Broom, aus dem Perm der Kapkolonie (Endothiodon Beds der Beaufortgruppe der Karrooformation), rekonstruiert. Kombiniert mit der Schädelbasis von Scymnosuchus Whaitsi, Broom (?). (Nach D. M. S. Watson, 1913, aber die Deutung der Knochen zum Teil abgeändert.

Alv. = Alveole des großen Fangzahns des Oberkiefers. *Pas.* = Parasphenoid (= Vomer der Säugetiere). *Vo.* = Praevomer (= Os paradoxum der Monotremen). *Op.* = Opisthoticum. — Die übrigen Abkürzungen wie auf den vorhergehenden Abbildungen.

statten einen Analogieschluß auf die Verhältnisse bei Cynognathus. Der Radius war relativ kurz, kürzer als die Tibia, und die Hand muß kurz gewesen sein; die Finger wurden gespreizt gehalten, der vierte war ein wenig länger als der dritte und die Phalangenformel ist wahrscheinlich dieselbe wie im Hinterfuß gewesen, nämlich je drei in allen Fingern mit Ausnahme des ersten, der nur zwei Phalangen trug, ebenso wie bei den Säugetieren und Schildkröten.

Die Größe des Acetabulums, d. i. der Gelenkgrube des Beckens für den Kopf des Oberschenkelknochens, entspricht dem großen ovalen Kopf des Femurs und muß eine weite Drehung des Femurs in der Pfanne ermöglicht haben. Die Knie müssen jedoch weiter nach vorne gerichtet gewesen sein, als dies bei den primitiven permischen Reptilien der Fall war. Wenn das Tier ruhig stand oder langsam dahinschritt, so müssen nach den Untersuchungen von GREGORY und CAMP die Knie mehr nach außen gerichtet gewesen sein als bei den primitiveren Reptilientypen. Die beträchtliche Länge des Beckens in seinem hinter dem Acetabulum gelegenen Abschnitte spricht jedoch dafür, daß die Oberschenkelknochen beim schnellen Laufen weiter nach vorne gewendet wurden als dies bei den primitiven Reptilien möglich gewesen ist, denn wir finden die gleichen Spezialisationen des Beckens bei den Vögeln, Ornithischiern und bei den primitiven Säugetieren.

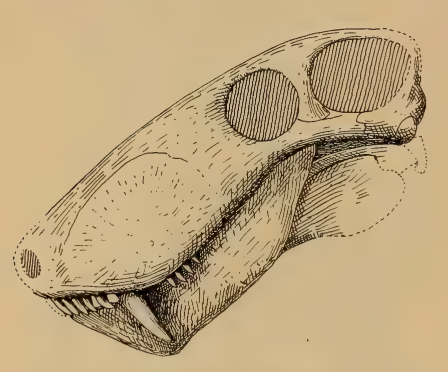


Fig. 502. Scymnognathus angusticeps, Broom; in den permischen Beaufortschichten der Kapkolonie, Nordost von New Bethseda, gefunden. Schädel von der linken Seite gesehen, in etwa $^1/_4$ der natürlichen Größe. (Nach R. BROOM.)

Der Rekonstruktionsversuch, den GREGORY und CAMP 1918 von Cynognathus entwarfen (Fig. 493), zeigt uns ein Tier, das mit seinen kurzen, aber dabei doch hoch stehenden Gliedmaßen in seinem Gesamthabitus eine Mittelstellung zwischen einem Reptil und Säugetier einnimmt. Die außerordentliche Kleinheit des Gehirnraumes beweist, daß die Tiere wenig intelligent gewesen sein müssen; es waren wahrscheinlich träge und schwerfällige Formen, die kaum zu langdauerndem Lauf fähig waren, wohl aber zu langsamem Anschleichen und plötzlichem Anlauf oder Ansprung der Beute, wobei

sie die Hinterbeine zu strecken vermochten. Die verschiedenen früheren Rekonstruktionsversuche von Theriodontiern, die nicht nur in der Schädelform, sondern auch im allgemeinen Habitus die Ähnlichkeit mit den Carnivoren zum Ausdrucke zu bringen versuchten, werden also durch diese neueren Untersuchungen eine wesentliche Berichtigung erfahren müssen.

Zeigt uns also auch der so hoch spezialisierte Theriodontier Cynognathus trotz aller Ähnlichkeiten des Skelettbaues mit den Säugetieren noch in seinem Gesamthabitus einen Tiefstand, so muß dies in noch höherem Grade bei jenen Formen der Fall gewesen sein, die in den Beaufortschichten der Kapkolonie durch zahlreiche Reste vertreten sind und ein reiches Leben räuberischer Tiere zu



Fig. 503. Schädel von Inostranzewia Alexandri, aus dem Perm am rechten Ufer der Dwina, Gouv. Wologda, Rußland. Nach einer Photographie von Prof. AMALITZKY in Warschau (vgl. Fig. 116). (Nach H. N. HUTCHINSON, „Extinct Monsters", 1910.)

dieser Zeit beweisen. Merkwürdigerweise zeigen die vielen gut erhaltenen Skelette, die in den letzten Jahren mit größerer Sorgfalt als früher in den Beaufortschichten ausgegraben worden sind, keine Spuren einer Benagung oder Verschleppung einzelner Teile und es muß der Gedanke auftauchen, daß es unter den vielen räuberisch lebenden Theriodontiern dieser Zeit keine Aasfresser gegeben haben kann, da sonst der gute Erhaltungszustand der auf offener Wildbahn verendeten Reptilien nicht gut verständlich ist. Wir werden dabei zu berücksichtigen haben, daß ja auch die rezenten Reptilien, soweit sie eine räuberische Lebensweise führen, nur in sehr seltenen Fällen Aas annehmen und in der Regel nur lebende Tiere angehen.

Wir haben aber noch einen durch eine Reihe von Gattungen in den Permschichten der Kapkolonie vertretenen Seitenzweig der

Theriodontier zu besprechen, der sich in wichtigen anatomischen Merkmalen von dem Kreise der Therocephalier, die durch die permischen und triadischen Gattungen gekennzeichnet werden, als verschieden erweist, das sind die von LYDEKKER als Gorgonopsia zusammengefaßten Gattungen, unter denen besonders die Gattungen Gorgonops (Fig. 501), Scymnognathus (Fig. 502) und Galesuchus als die wichtigsten zu nennen sind, die wir aus den Beaufortschichten Südafrikas kennen (34) und denen sich eine Gattung aus dem Perm Nordrußlands, Inostranzewia (38), anschließt (Fig. 503). Auch diese Formen sind räuberische Typen gewesen und manche fallen dadurch auf, daß sie, wie z. B. die von BROOM 1913 beschriebene Gattung Ictidorhinus, den Rachen außerordentlich weit öffnen konnten, wie aus der Form des Schädels und Unterkiefergelenks dieser Type hervorgeht (Fig. 504).

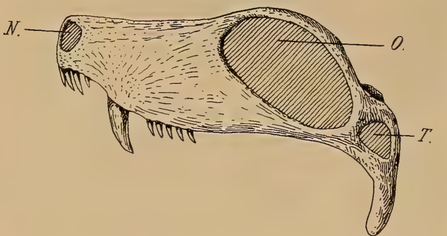


Fig. 504. Seitenansicht des Schädels von Ictidorhinus Martinsi, Broom, aus dem Beaufortschichten von Wilgebosch (oberer Teil der Cistecephaluszone) in der Kapkolonie. Etwa $^2/_3$ der natürlichen Größe. (Nach R. BROOM.)

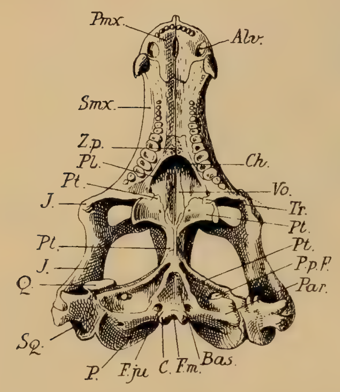


Fig. 505. Rekonstruktion der Unterseite des Schädels von Diademodon Browni, Seeley, aus der Trias Südafrikas (Kapkolonie). ca. $^1/_2$ nat. Gr. (Im wesentlichen nach D. M. S. WATSON, ergänzt im Vorderteile der Kiefer nach Gomphognathus minor, Broom, aus der Trias der Kapkolonie; Einzelheiten zum Teil nach R. BROOM.)

Alv. = Alveole vor dem Reißzahn. *F. ju.* = Foramen jugulare. *F. m.* = Foramen magnum. *Par.* = Paroccipitale. *Pl.* = Palatinum. *P. p. F.* = Foramen pterygopalatinum. *Z. p.* = Palatinalzähne. (Die übrigen Abkürzungen wie auf den vorhergehenden Figuren.)

Der wesentliche Unterschied gegenüber allen anderen Theriodontiern liegt bei den Gorgonopsiern darin, daß die Parietalia nicht wie sonst einen Kamm zwischen den großen Schläfengruben bilden, sondern von der Bildung dieses Kammes gänzlich ausgeschlossen sind (39).

Ein Seitenzweig der durch die Gattung Cynognathus vertretenen Gruppe der Theriodontier ist, wie die Beschaffenheit des Gebisses von Diademodon (Fig. 505) zeigt, zur Pflanzennahrung übergegangen und vervollständigt auf diese Weise die Zahl der den

carnivoren Reptilientypen gegenüberstehenden Pflanzenfressern (40); diese Gattung gehört aber nicht mehr den Beaufortschichten, sondern den triadischen Cynognathus Beds an und liegt daher außerhalb des Rahmens des Lebensbildes, das wir von der permischen Tierwelt der Karrooformation zu entwerfen versucht haben.

Auch der vielgenannte älteste Säugetierrest, Triglyphus (Tritylodon) longaevus, Owen, gehört bereits der Triasformation (Cynognathus Beds) an und wenn auch viele Gründe dafür sprechen, daß die Abzweigung der Säugetiere vom Reptilienstamme schon in der Permzeit erfolgt ist, so sind wir doch bis heute noch nicht in der Lage, uns über das Aussehen dieser Säugerahnen ein Bild machen zu können.

Die durch die Schädelzapfen auffallende Gattung Elginia (25) aus dem permischen New Red Sandstone (untere Abteilung dieser Schichtgruppe von Cutties Hillock bei Elgin in Schottland), die einen

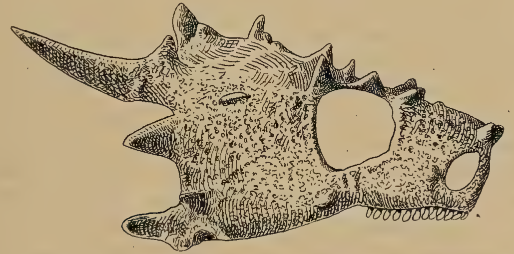


Fig. 506. Seitenansicht des Schädels von Elginia mirabilis, Newt., aus dem Perm (untere Teil des New Red Sandstone) von Elgin, Schottland. Seitenansicht in $^3/_8$ nat. Gr. (Nach E. T. NEWTON; Zähne und Temporalregion in der vorl. Rekonstruktion ergänzt.)

aberranten Seitenzweig der Cotylosaurier darstellt, ist bisher in den permischen Karrooschichten Südafrikas noch nicht entdeckt worden (Fig. 506).

Nachdem wir somit einen, wenn auch nicht bis in die letzten Einzelheiten reichenden Einblick in die Formenmannigfaltigkeit der Reptilienfauna der Beaufortschichten der Karrooformation gewonnen haben, können wir der Frage nähertreten, wie wir uns den Lebensraum dieser Reptilien vorzustellen haben. Für die Beantwortung dieser Frage sind besonders die Beobachtungen maßgebend, die D. M. S. WATSON bei seinen Forschungen im Bereiche der Karrooformation angestellt hat und die auf eine ganze Reihe bisher ungeklärt gewesener Probleme der Umwelt und der Fossilisation der permischen Reptilien der Karroo Licht geworfen haben (41).

Die Beaufortschichten, die den größten Teil der Karroo und des Oranje-Freistaates einnehmen, bestehen der Hauptmasse nach — es handelt sich um eine Mächtigkeit von rund 3000 Metern — aus tonigen Gesteinen, die eine sehr feine Struktur besitzen und in der Regel ungeschichtet sind. Zuweilen zeigen sie eine Bänderung, einen Wechsel von Struktur und Farbe, aber diese Bänderung darf nicht mit einer wirklichen Schichtung verwechselt werden.

Die Farbe der tieferen Schichten ist gewöhnlich dunkelgrau bis olivfarben und dieselbe Färbung zeigen auch die Sandsteine, die gelegentlich den Tonmassen eingelagert sind. In der mittleren Abteilung der Schichtgruppe herrschen lichtere Gesteinsfärbungen vor, indem die Sandsteine gelb und die Tonschiefer lichtgrün oder rot werden. Die oberste Abteilung der Beaufortschichten ist vorherrschend rot gefärbt und zwischen diese roten Schichten schieben sich Lagen von grünen und gelben Sandsteinen und gelegentlich purpurfarbige Gesteine ein.

Daneben treten mancherlei ungewöhnliche Gesteinstypen auf. In den obersten Schichten sind die Sandsteine fast durchaus als „Kernsteine" ausgebildet, d. h., die einzelnen eckigen Sandkörner sind durch große Kalzitkristalle verbunden, in genau derselben Weise, wie dies in den oberen Lagen des Old Red Sandstone von Forfarshire zu beobachten ist. Eine andere Ausbildungsart des Kornsteins, die jener des unterdevonischen Old Red Sandstone von Herefordshire entspricht, und bei der die Kalzitkristalle nicht so deutlich entwickelt in einer feineren Grundmasse liegen, ist gleichfalls in den oberen Beaufortschichten häufig zu beobachten; diese Lagen enthalten nicht selten Reptilienknochen.

In gewissen Teilen des feinen, meist purpurfarbigen Tonsteins oder „Mudstone", treten mehr oder weniger vertikal verlaufende Kalzitstreifen auf, die nach WATSON an die Wurzeln von Pflanzen, wenigstens ihrer Form nach, erinnern. In einem Falle (bei Donnybrook, Upper Zwort Kei, Distrikt Queenstown) fand WATSON in Verbindung mit solchen Kalzitstreifen nierenförmige Kalkspatmassen von etwa 4 cm Durchmesser in einem tiefroten Tonstein.

In den tieferen Beaufortschichten führen die Tonsteine viele harte Konkretionen, die zuweilen Knochen umschließen. Die Härte dieser Konkretionen bedingt die bekannt schwierige Präparation der fossilen Reptilien der Karooformation.

Konglomerate treten nicht allzu selten in den oberen Beaufortschichten auf und sie enthalten häufig kleine Knochensplitter.

Zu den wichtigsten Feststellungen, die WATSON bei seinen Forschungen in der Karroo machen konnte, gehören folgende:

Mollusken sind außerordentlich selten Obwohl WATSON eifrig nach solchen Resten suchte, ist es ihm niemals gelungen, eine fossile Muschel in den Beaufortschichten zu sammeln. R. BROOM ist nur eine Fundstelle von Mollusken bekannt, obwohl er die Karroo wie kaum ein zweiter Forscher kennt, und Mr. WHAITS, der besonders den tieferen Zonen dieser Schichtgruppe seine Aufmerksamkeit schenkt, hat nie einen solchen Rest gesammelt.

Fische gehören in den Beaufortschichten zu den größten Seltenheiten. Die von A. BROWN am Caledon River gesammelten Fischreste sind angeblich in den obersten Schichten der Beaufortgruppe der Karrooformation (?) gefunden worden und würden daher ihrem geologischen Alter nach mindestens der mittleren Trias entsprechen. Die zahlreichen, häufig so prachtvoll erhaltenen Exemplare von Semionotus capensis, die zuweilen in vielen nebeneinander liegenden Individuen die Schichtflächen der Sandsteine bedecken, wie z. B. die schöne Platte zeigt, die bei Weltevreden (bei Marquard, Winburgdistrikt im Oranjestaat) gefunden wurde (42), gehören bereits dem Lias (Stormberg Beds) an (43). In der Literatur habe ich nur den Fund von einem nicht näher bestimmbaren Exemplare von Elonichthys sp. in den Dwykaschichten und einem zweiten Exemplare einer Elonichthys sp. in den Pareiasaurus Beds als einzigen Beleg für das Vorkommen von Fischresten in den permischen Karrooschichten erwähnt gefunden (44), während die übrigen Funde von Fischen in einer viel jüngeren Abteilung der Karrooformation gemacht worden sind. Die nähere Überprüfung der in den verschiedenen Sammlungen aufbewahrten Fischreste aus den Karrooschichten zeigt, daß sie gewöhnlich in Schiefern und Sandsteinen, also in Gesteinen ganz anderen Charakters liegen als es jene sind, die die Reptilienreste der Beaufortschichten umschließen.

Eine weitere auffallende Erscheinung ist das fast vollständige Fehlen von Pflanzenresten. Nur in einem Tonsteinstück von Kuilspoort (Distrikt Beaufort West) wurde ein Stammstück von Schizoneura angetroffen.

Von besonderer Wichtigkeit ist die Feststellung der Tatsache, daß ausgesprochen geschichtete Lagen nur außerordentlich selten Reste von Tetrapoden enthalten. Nach den Erfahrungen von R. BROOM treten sie in der Regel knapp unter einer Sandsteinschichte in ungeschichteten Tonsteinen auf. Die Tetrapodenreste sind unregelmäßig über weite Flächen verstreut; manche Gebiete sind vollständig fossilleer, obwohl die betreffenden Gesteine durchaus mit solchen übereinstimmen, die an anderen Stellen einen reichen Fossilinhalt bergen.

Sehr häufig erscheinen die Reptilreste im geschlossenen Skelettverbande. In den Museen begegnet man aus dem Grunde nur selten vollständigeren Skeletten, weil in der Regel nur der Schädel als der wertvollste Teil des Skelettes aus dem Gestein gemeißelt wird und die übrigen Skeletteile nicht aufgesammelt werden. Bei sorgfältigeren Aufsammlungen, wie sie Mr. WHAITS in den Endothiodon Beds bei Beaufort West durchführte, kann meistens das Skelett in fast vollständigem Zustande geborgen werden; die Individuen sind so selten, daß die Gefahr einer Vermengung der Elemente zweier Skelette verhältnismäßig gering ist und man bei einem an einer bestimmten Stelle gesammelten Fund zahlreicher Knochen in der Regel die Reste eines einzigen Individuums vor sich hat. Zuweilen kommt es allerdings vor, daß zwei oder drei Individuen derselben Art knapp nebeneinander im Gestein eingebettet sind.

Sehr wichtig für die Beurteilung der Frage nach der Entstehung dieser fossilführenden Tonsteine ist die Feststellung WATSONs, daß die überwiegende Mehrzahl der in Sandsteinen gefundenen Knochen Stegocephalen angehören, während in den Tonsteinen fast nur Reptilienreste auftreten. WATSON hat diese Beobachtung zuerst in den oberen Schichten des Burgersdorp-Distriktes gemacht und nachträgliche Untersuchungen der in den verschiedenen Museen aufbewahrten Reste haben diese Unterscheidung bestätigt.

Von entscheidender Bedeutung für unsere Frage scheint mir jedoch die Mitteilung WATSONs über die Stellung zu sein, in der sich die Skelette zu befinden pflegen.

WATSON hat an sieben Pareiasaurusskeletten festgestellt, daß die Tiere mit dem Rücken nach oben lagen und daß sich die Gliedmaßen noch im Gelenkverbande befanden. Bei einem Skelette waren die Arme in symmetrischer Haltung ausgestreckt, die Oberarmknochen in rechtem Winkel zur Körperachse und die Vorderarme parallel zu derselben. Die Rippen waren durchaus in ihrer natürlichen Lage geblieben und die Oberschenkel waren nach vorne, die Unterschenkel seitwärts gestreckt. Mit Ausnahme des durch die Verwitterung zerstörten Schädels war das ganze Skelett absolut vollständig und bewies erstens, daß das Tier eines ruhigen Todes gestorben sein mußte und zweitens, daß seit seinem Verenden die Knochen in keiner Weise aus ihrem Verbande gebracht worden waren.

Ein Skelett von Procolophon (Cynognathus Beds), nur etwa 25 cm lang, fand WATSON gleichfalls in absoluter Vollständigkeit vor; jedes der Skelettelemente lag an seinem richtigen Platze, und zwar in der Haltung, wie sie bei verendeten Eidechsen beobachtet

werden kann: mit nach hinten gestreckten Hinterfüßen zu beiden Seiten des Schwanzes, die Fußsohlen nach innen gerichtet.

Diese Fundumstände geben uns bereits wichtige Anhaltspunkte für die Beantwortung der Frage nach der Bildungsart der Beaufortschichten und damit kommen wir auch der Lösung des Problems näher, welche Beschaffenheit wir für die Lebensräume der permischen Karrooreptilien anzunehmen haben. Todesort und Begräbnisort fallen bei den von WATSON untersuchten Skeletten von Pareiasaurus und Procolophon zusammen und aller Wahrscheinlichkeit nach haben die Tiere, wie das unregelmäßige Vorkommen ihrer Überreste in den Mudstones zeigt, auch an Ort und Stelle gelebt, wo sie verendet sind und sind nicht etwa durch Flußströmungen von der Stelle, an der sie verendeten, weithin verschleppt worden, wie wir dies bei der Besprechung verschiedener anderer Lebensbilder feststellen konnten. Kein Aasfresser hat an den Kadavern seine Mahlzeit gehalten, sie zerissen und ihre einzelnen Teile verschleppt und keine mechanische Zerstörung hat eingegriffen, die die Überreste des verendeten Tieres zerkleinert und verstreut haben würde.

Die ethologische Analyse der Anpassungen der Karrooreptilien zeigt, daß es sich mit wenigen Ausnahmen — es kommen als solche nur die aquatischen Lystrosaurusarten in Betracht — um Trockenlandtypen handelt, die zum Teile eine herbivore, zum Teile eine karnivore Lebensweise führten. Nun liegen aber die Reste von Lystrosaurus ebenso wie die Stegocephalen in Sandsteinen, die überwiegende Mehrzahl der Trockenlandreptilien der Beaufortschichten aber in den Tonsteinen. Wir müssen der Frage nähertreten, auf welchem Wege die Bildung dieser Gesteine vor sich gegangen sein kann.

Bisher ist meist angenommen worden, daß die Entstehung der ganzen Karrooschichten mit Ausnahme der ihre Grundlage bildenden glazialen Tillite in Seen oder Flüssen erfolgte und daß die Karrooschichten der Hauptsache nach als die Absätze großer Ströme im Bereiche ihres Inundationsgebietes oder als die Absätze großer Seen anzusehen sind. Gegen diese Annahme spricht, wie WATSON richtig hervorgehoben hat, mit aller Entschiedenheit das fast völlige Fehlen von Muscheln und den Resten von anderen Süßwassertieren, die in solchen Absätzen erwartet werden müssen. Nur an wenigen Stellen sind Fischreste gefunden worden und diese liegen ebenso wie die Stegocephalenskelette in den Sandsteinen, aber nicht in den feinkörnigen, ungeschichteten Tonsteinen.

Es ist nicht einzusehen, warum nicht unter den gleichen Bedingungen, unter denen sich in der Eiszeit und später Löß gebildet hat und noch heute bildet, auch in früheren Zeiten der Erdgeschichte

im Bereiche weiter, öder Landflächen analoge Vorgänge zu ähnlichen Bildungen geführt haben sollten. Mit vollstem Rechte hat WATSON die Mudstones der Karroo mit dem Löß verglichen und für diese Gesteine eine gleichfalls äolische Entstehung wahrscheinlich gemacht. Das würde den Gesteinscharakter, die Fundumstände, die eigenartige Verteilung der Skelette und ihre vollständige Erhaltung sehr gut erklären. Dazu kommt, daß wir in den „Kornsteinen“ eine weitere Stütze für diese Ansicht finden. Noch heute bedeckt sich die Oberfläche der Karroo mit kalkigen Effloreszenzen und solche mögen es auch gewesen sein, die zur Bildung der „Cornstones“ geführt haben. Es wird dadurch ferner auf die Frage der Bildung des devonischen Old Red Sandstone Schottlands, in dem analoge Gesteinstypen auftreten, ein Streiflicht geworfen und außerdem erscheint das Problem der kryptokristallinischen Struktur der Solnhofener Schiefer dadurch in neuer Beleuchtung.

Das gelegentliche Auftreten von Fischen und Stegocephalen (12) in Sandsteinen, die den Tonsteinen eingeschaltet sind, würde durch die Annahme leicht erklärbar sein, daß die weiten Steppenflächen der permischen Karroo von vereinzelten unbeständigen Wasserläufen durchzogen waren und daß sich da und dort Tümpel bildeten, in denen diese Tiere ihre Existenzbedingungen vorfanden. Die Schichten, in denen sich Lystrosaurusreste häufiger vorfinden, bezeichnen wohl das Verbreitungsgebiet von größeren Flüssen und deren Ausständen, in denen sich diese Reptilien aufhielten, die eine flußpferdartige Lebensweise führten und in ihrem ganzen Habitus so sehr an Seekühe erinnern.

Für eine Gegend, in der Steppenstaub in solchen Mengen angeweht wird, daß er ebenso wie der eiszeitliche Löß die freiliegenden Tierleichen in kurzer Zeit überweht, können wir kaum eine reichere Vegetation annehmen. Freilich ist es schwer, sich eine annähernd richtige Vorstellung von der Flora dieser Steppe zu machen, da die Elemente der heutigen Steppenfloren für die Rekonstruktion dieses Landschaftsbildes nicht in Betracht kommen können; es ist jedoch kein stichhältiger Grund gegen die Annahme vorzubringen, daß auch die paläozoischen Steppen von Pflanzen besiedelt waren, die diesem Lebensraume entsprechend angepaßt gewesen sein müssen. Es ist nicht einzusehen, warum nicht schon im Mesozoikum und Paläozoikum xerophile Pflanzenformationen existiert haben sollten. Die Kryptogamen werden sich wohl an diese Verhältnisse ebenso wie die Phanerogamen anzupassen verstanden haben und es ist die Annahme keineswegs von der Hand zu weisen, daß es auch dieser Zweig des Pflanzenreiches zur Ausbildung sukkulenter Typen gebracht hat, wie sie heute für Wüsten und Steppen bezeichnend sind

und die in der Gegenwart bei den Angehörigen ganz verschiedener Stämme als konvergente oder parallele Anpassungen auftreten, wie die große habituelle Ähnlichkeit gewisser Kakteen und Euphorbien beweist. —

Freilich sind wir heute noch nicht imstande, aus den einstweilen ganz nebelhaften Umrissen, in denen uns das Bild der permischen Karroosteppe entgegentritt, schärfere Formen zu erfassen und ein Lebensbild mit so kräftigen Strichen zu zeichnen, wie es uns bei den Versuchen, etwa ein plistozänes, pliozänes oder miozänes Lebensbild zu rekonstruieren, möglich gewesen ist. Von den Großtieren, die die Karroosteppe in der Permzeit bevölkerten, kennen wir ja zwar einen Ausschnitt aus der Fauna, aber ihre Lebensgewohnheiten, ihre Bewegungsart und Nahrungsweise ist nur zum geringsten Teile erschlossen. Eine fremdartige Welt ist es, die uns in den Reptilien der Beaufortschichten entgegentritt, auf die sich einstweilen unsere Analogieschlüsse nur zum Teile haben anwenden lassen, und von der Kleintierwelt der Steppe, in der ja manche Elemente gelebt haben müssen, die nicht nur im allgemeinen Habitus den rezenten Typen vergleichbar sind, kennen wir bis jetzt nicht einen einzigen Vertreter. Gleichwohl werden wir z. B. das Vorhandensein von Skorpionen, Tausendfüßlern und Insekten aus der Gruppe der Paläodictyoptera auch in der permischen Karroolandschaft um so eher annehmen dürfen, als Angehörige dieser Gruppen schon aus viel älteren Formationen bekannt sind.

In der Kalahari und einigen anderen Wüstengebieten Südwestafrikas (Angola südlich von Mossamedes und Walfischbai) lebt heute noch eine der merkwürdigsten Pflanzen in zerstreuten Resten, Welwitschia mirabilis (= Tumboa Bainesi), die ohne näheren Verwandten in der Gegenwart ganz vereinzelt dasteht. Sie gehört zu dem Gymnospermenstamme der Gnetaceen und nimmt, da sie entomophil ist, d. h. von Insekten befruchtet wird, eine im Bereiche der Gymnospermen ganz ungewöhnliche Spezialisationshöhe ein. Der aus dem Boden frei aufragende Stamm, der sich mit einer sehr angen, stark verholzten Pfahlwurzel in den Boden einsenkt, kann einen Umfang von 4 m erreichen, während die zwei riemenförmigen, lederartigen, an den Enden zerschlitzten und eingerollten Blätter mitunter die enorme Länge von 3 m bei einer Breite von 1,5 m aufweisen (Fig. 507). Dieser Typus muß jedenfalls schon frühzeitig vom Hauptstamme der Gymnospermen abgezweigt sein; ob die Reste der Gattung Stephanosperma aus der Steinkohlenformation zu den Gnetaceen gehören, der somit bis in das Palaeozoikum zurück verfolgt werden könnte, ist einstweilen unsicher. Es ist jedoch immerhin möglich, daß Welwitschia einen uralten Florenrest aus

der Zeit der Karrooformation darstellt. Aber derartige Annahmen führen uns schon zu weit auf unsicheren Boden und diese Unsicherheit wird mit jedem Schritte in die noch weiter zurückliegende geologische Vergangenheit größer. Die eingehende Erörterung der Frage nach der Entstehung der Karrooschichten hat jedoch gezeigt, wie notwendig die sorgfältige Beachtung selbst unbedeutend scheinender Einzelheiten der Lagerungsverhältnisse und der Fossilisationsvorgänge ist, die wenigstens einiges Licht auf die Beziehungen der fossilen Faunen zu ihren Lebensräumen werfen. Wir dürfen niemals vergessen, daß wir die fossilen Tiere nicht nur als historische Do-



Fig. 507. Welwitschia mirabilis (Tumboa Bainesi) in der Wüste von Südafrika. — Nach einem Aquarell von R. Öffinger, aus R. PILGER, Pflanzengeographie. (Verlag Kosmos, Stuttgart 1913.)

kumente der Erdgeschichte und der Tiergeschichte, sondern auch in ihren jeweiligen Beziehungen zur Umwelt zu betrachten bemüht sein müssen. Wenn es uns zwar im besten Falle nur gelingen kann, einzelne Ausschnitte aus dem Tierleben vergangener Zeiten der Erdgeschichte wieder ins Leben zurückzurufen, so müssen wir doch diesen Bemühungen besonderes Augenmerk zuwenden, weil sich gerade durch diese Art der Betrachtung vorzeitlicher Tiere Beziehungen unserem Verständnisse erschließen, die sehr wesentlich zu einer Förderung unserer Kenntnisse von der wechselvollen Geschichte der Tierstämme und mittelbar auch zu einer Vertiefung unserer Anschauungen über die Geschichte der Lebensgebiete im Laufe der langen Zeiträume beitragen, seit denen die Erdoberfläche von Lebewesen bevölkert wird.

Literaturnachweise.

(1) A. G. BAIN, On the Geology of South Africa. — (Transactions of the Geolog. Soc., London (2), Vol. VII, 1856, p. 175.)

(2) E. C. N. VAN HOEPEN, De Ouderdom der Transvaalsche Karroolagen. — (Verhandelingen van het Geolog-Mynbouwkundig Genootschap vor Nederland en Kolonien. — Geol. Serie: Deel III, Juni 1916, p. 107.)

(3) Eine Zusammenstellung aller bis zum Jahre 1904 gemachten Beobachtungen und Theorien über die permische Eiszeit im Bereiche der südlichen Halbkugel findet sich in der Abhandlung von E. PHILIPPI: Das südafrikanische Dwyka-Konglomerat. — (Zeitschr. d. deutsch. geol. Ges., Bd. LVI, 1904, p. 304.)

(4) E. KOKEN, Indisches Perm und die permische Eiszeit. — (Neues Jahrb. f. Mineral. usw., Festband 1907, p. 446.)

Über die systematische Stellung und die Lebensweise von Eurydesma sind besonders folgende Arbeiten nachzusehen, in denen sich weitere Literaturverweise sowie Abbildungen finden:

G. BOEHM, Eurydesma und Leiomyalina. — (Centralbl. f. Miner., Geol. u. Paläont. — 1903, p. 296.)

E. KOKEN, Eurydesma und der Eurydesmen-Horizont in der Saltrange. — (Ebenda, 1904, p. 97.)

(5) P. RANGE, Geologie des deutschen Namalandes. Beiträge zur geologischen Erforschung der deutschen Schutzgebiete. — 2. Heft, Berlin 1912.

(6) CH. DARWIN, Reise eines Naturforschers um die Welt. — (Deutsche Ausgabe, 2. Aufl., Stuttgart 1885, p. 283.) — On the Distribution of the Erratic Boulders and on the Contemporaneous Unstratified Deposits of South America. — (Transactions Geol. Soc., London, Vol. VI, 1842, p. 415). „Im Feuerlande liegt die größere Zahl der erratischen Blöcke auf den Linien alter Meeresarme, die durch die Erhebung des Landes in Trockentäler verwandelt worden sind. Sie werden von einer großen ungeschichteten Ablagerung von Sand und Schlamm begleitet, die abgerundete und eckige Fragmente von allen Größen enthält und durch das wiederholte Aufwühlen des Meeresgrundes durch das Stranden von Eisbergen und die von diesen fortgeschafften Massen entstanden ist."

(7) E. STROMER, Die ersten fossilen Reptilreste aus Deutsch-Südwestafrika und ihre geologische Bedeutung. — (Centralblatt f. Mineralogie usw., 1914, Nr. 17, p. 530.) — p. 540—541 ist die Literatur über Mesosaurier zusammengestellt.

(8) G. W. STOW, On some Points of South African Geology. — (Quart. Journ. Geol. Soc., London, Vol. XXVII, 1871, p. 531.)

(9) C. L. GRIESBACH, On the Geology of Natal. — (Ibidem, p. 53.)

(10) E. SUESS, Das Antlitz der Erde, Bd. I, p. 503.

(11) R. BROOM, An Attempt to Determine the Horizons of the Fossil Vertebrates of the Karroo. — (Annals South African Museum, Vol. VII, London 1909, p. 285.)

(12) Derselbe, Note on the Temnospondylous Stegocephalian Rhinesuchus. — Transactions Geol. Soc., South Africa, Vol. XIV, 1911, p. 79. — Ein fragmentärer Schädel wurde in den Pareiasaurus Beds gefunden; zwei andere Reste wurden in der Cistecephalus-Zone von Senekal entdeckt. Aus den oberen Beaufortschichten (Oberperm) von Senekal, O. F. S., beschrieb E. C. N. VAN HOEPEN vorzüglich erhaltene Reste von Myriodon senekalensis, van Hoepen (Stegocephalia of Senekal, O. F. S. — Annals of the Transvaal Museum, Vol. V, 1915, Nr. 2, p. 125). — Ein wertvolles Referat über diese Abhandlung hat D. M. S. WATSON veröffentlicht (Geological Magazine, London (6), Vol. III, Nr. 620, 1916, p. 83).

(13) O. ABEL, Die Stämme der Wirbeltiere. — (Vereinig. wiss. Verleger, Berlin und Leipzig 1919.)

(14) E. C. CASE, A Revision of the Cotylosauria of North America. — (Carnegie Institution of Washington, Publ. Nr. 145, Washington 1911.) (Hier die wichtigsten Werke über Cotylosaurier bis 1910.)

(15) D. M. S. WATSON, On Seymouria, the most Primitive Known Reptile. — (Proceedings Zool. Soc., London 1918 [Publ. March 1919], p. 267.)

(16) R. OWEN, Catalogue of the Fossil Reptilia of South Africa in the Collection of the British Museum. — London 1876.

(17) H. G. SEELEY, Researches on the Structure, Organization and Classification of the Fossil Reptilia. — II. On Pareiasaurus bombidens (Owen), and the Significance of its Affinities to Amphibians, Reptiles, and Mammals. — (Philos. Transactions Roy. Soc., London, Vol. 179, p. 59.) — VII. Further Observations on Pareiasaurus. — (Ibidem, Vol. CLXXXIII, p. 311.)

(18) D. M. S. WATSON, On the Skull of an Pareiasaurian Reptile, and on the Relationship of that Type. — (Proceed. Zool. Soc., London 1914, p. 155.)

(19) R. BROOM, Contributions to South African Palaeontology. — On the Pareiasaurian Genus Propappus. — (Annals South African Museum, Vol. IV, 1908, p. 351.) — Vgl. auch E. C. CASE (14), p. 54.

(20) Ich entnehme die photographische Reproduktion dieses Modells sowie die Photographie des (in unrichtiger Haltung und falscher Gliedmaßenstellung, sowie mit falscher Montierung der Ulna usw.) aufgestellten Skeletts, nach Prof. AMALITZKY in Warschau, dem Buche von Rev. H. N. HUTCHINSON („Extinct Monsters and Creatures of Other Days“, London 2d edition, 1910, Pl. XII, p. 116).

(21) I. B. J. SOLLAS and W. J. SOLLAS, A Study of the Skull of a Dicynodon by Means of Serial Sections. — Philosophical Transactions, Roy. Soc., London Vol. CCIV (B), 1913, p. 201 (hier die ältere Literatur).

Unter neueren Arbeiten über Dicynodon ist besonders hervorzuheben:

D. M. S. WATSON, Dicynodon Halli, sp. n., an Anomodont Reptile from South Africa. — (Annals and Mag. of Nat. Hist., London (8), Vol. XIV, No. 79, July 1914, p. 97.)

Derselbe, The Evolution of the Tetrapod Shoulder Girdle and Fore-Limb. — (Journal of Anatomy, Vol. LII, 1917, p. 30.)

(22) Derselbe, The Skeleton of Lystrosaurus. — (Records of the Albany Museum, Vol. II, Pt. IV, No. 8, Grahamstown, 26th March 1912, p. 287.)

Derselbe, The Limbs of Lystrosaurus. — (Geological Magazine, N. S. (V), Vol. X, 1913, p. 256.)

E. C. N. VAN HOEPEN, Contributions to the Knowledge of the Reptils of the Karroo Formation. 2. The Lower Jaw of Lystrosaurus. — (Annals Transvaal Museum, Vol. IV, Pt. 4, Pretoria, 1914, p. 208.)

Derselbe (Fortsetzung), 3. The Skull and other Remains of Lystrosaurus Putterilli n. sp. — (Ibidem, Vol. V, No. 1, 1915, p. 70.)

Derselbe, Bijdragen tot de Kennis der Reptielen van de Karrooformatie. — 1. De Schedel van Lystrosaurus latirostris, Owen sp. — (Ibidem, Vol. IV, Part 1, 1913, p. 1.)

(23) H. G. A. HICKLING, British Permian Footprints. — (Memoirs and Proceed. of the Manchester Lit. and Philos. Soc., Vol. LIII, 1909, p. 1.)

(24) D. M. S. WATSON, The Evolution of the Tetrapod Shoulder Girdle and Fore Limb. — (Journal of Anatomy, Vol. LII, 1917, p. 36.)

(25) E. T. NEWTON, Some New Reptiles from the Elgin Sandstone. — (Philos. Transactions, Roy. Soc., London, Vol. CLXXXIV (B), London 1893, p. 431.)

(26) R. Broom, Observations on Some Specimens of South African Fossil Reptiles Preserved in the British Museum. — (Transactions Roy. Soc. South Africa, Vol. II, Part 1, 1910, p. 24.)
(27) Derselbe, A Comparison of the Permian Reptiles of North America with those of South Africa. — (Bull. Am. Mus. Nat. Hist., New York, Vol. XXVIII, Art. XX, July 16, 1910, p. 213.)
(28) Derselbe, An Attempt to determine the Horizons of the Fossil Vertebrates of the Karroo. — (Annals South African Museum, Vol. II, Part 4, Contributions to South African Palaeontology, No. 12, London, April 28, 1909, p. 285.)
(29) D. M. S. Watson, Eunotosaurus africanus, and the Ancestry of the Chelonia. — (Proc. Zool. Soc., London 1914, p. 1011.)
(30) F. von Huene, Sclerosaurus und seine Beziehungen zu anderen Cotylosauriern und zu den Schildkröten. — (Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. XXIV, 2. Heft, Berlin 1920, p. 163.)
(31) O. Abel, Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. — 1912, p. 531.
(32) R. Broom, The Skull of Tapinocephalus. — (Geological Magazine, London [V], Vol. VI, 1909, p. 400.)
(33) Derselbe, A Further Comparison of the South African Dinocephalians with the American Pelycosaurs. — (Bull. Am. Mus. Nat. Hist., New York, Vol. XXXIII, 1914, p. 137.)
(34) D. M. S. Watson, On Some Features of the Structure of the Therocephalian Skull. — (Annals and Mag. Nat. Hist., London 1913 [8], Vol. XI, p. 72.)
(35) Die wichtigste Literatur über Theriodontier habe ich in den „Stämmen der Wirbeltiere", 1919, p. 424—425 zusammengestellt. In neuerer Zeit hat namentlich R. Broom unsere Kenntnisse von diesen merkwürdigen Reptilien sehr gefördert und fast jedes Jahr bringt die Bekanntmachung neuer Formen.
(36) W. K. Gregory and C. L. Camp, Studies in Comparative Myology and Osteology, No. III. — (Bull. Am. Mus. Nat. Hist., New York, Vol. XXXVIII, Art. XV, 1918, p. 447—563.
(37) H. G. Seeley, Researches on the Structure, Organization and Classification of the Fossil Reptilia. Part IX, Section 4. — On the Gomphodontia. — (Philosophical Transactions Roy. Soc., London [B], Vol. CLXXXVI, p. 1—57, bes. p. 29 und 35—48.)
(38) Inostranzewia ist ebenso wie die anderen Arten aus dem Perm von Nordrußland leider noch immer nicht genauer beschrieben. Ich entnehme die Abbildung dem Buche von Hutchinson (20).
(39) D. M. S. Watson, A Sketch Classification of the Pre-Jurassic Tetrapod Vertebrates. — (Proceed. Zool. Soc., London 1917, p. 176.)
(40) Derselbe, The Skull of Diademodon, with Notes on those of Some other Cynodonts. — (Ann. Mag. Nat. Hist., London [8], Vol. VIII, 1911, p. 293.)
Derselbe, Further Notes on the Skull, Brain and Organs of Special Sense in Diademodon. — (Ibidem [8], Vol. XII, 1913, p. 217.)
R. Broom, On Evidence of a Mammal-like Dental Succession in the Cynodont Reptiles. — (Bull. Am. Mus. Nat. Hist., New York, Vol. XXXII, Art. XXVIII, 1913, p. 465.)
(41) D. M. S. Watson, The Beaufort Beds of the Karroo System of South Africa. — (Geological Magazine [5], Vol. X, No. 591, London 1913, p. 388.)
(42) O. Abel, Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere, 1912, p. 98, Fig. 45.
(43) E. Hennig, Eine neue Platte mit Semionotus capensis. — (Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 1915, Nr. 2, p. 49.)
(44) R. Broom, The Fossil Fishes of the Upper Karroo Beds of South Africa. — (Annals of the South African Museum, Vol. VII, 4, Part III, 1909, p. 251.)

Sachregister.

Aasfresser, scheinen im Perm Südafrikas gefehlt zu haben 601.
Abrolhosinseln, Pelagosit 229.
Absarokius 294.
Acanthochirus 516.
Acanthopholidae 378, 383.
Acanthopholidae, sekundär quadruped 381.
Acanthorhina Jaekeli 556, 558.
Acanthoteuthis speciosa 516, 518.
Acer arcticum 214.
Acer trilobatum 208.
Aceratherium Blanfordi 93.
— incisivum 93, 185, 186.
— Persiae 94.
— samium 93, 144.
— Schlosseri 143, 144.
— tetradactylum 185, 186, 187, 245.
— Wegneri 144.
— im Miozän von Steinheim 522.
Achatina 46.
Achmet Aga, Pikermifauna 154.
Acomys Gaudryi 127, 141.
Acreodi 280.
Acrodelphis leiodontus 171.
Acrodus 390, 510.
Acrosaurus Frischmanni 508.
Addax 97.
Adelia 257.
Adler der Eiszeit 51.
Adria, Tierwelt 218—233.
Adriatisches Küstenland, Dolichosauria 307.
Adriosaurus 307.
Aeger tipularius 511, 516.
Aegodontier 95.
Ägypten, Wüste an Sumpf grenzend 382, 447.
Aeluroidea 283, 289.
Aepyprymnus 376.
Aethalion, im Wealden 390.
Ätzmuscheln 219—222.
Ätzschwämme 218, 219, 223.
Affen, Ähnlichkeit ihrer Molaren mit Schweinemolaren 197.
— asiatische Herkunft 59.
— aus dem Miozän Österreichs 200—202.
— der Pikermifauna 78, 127, 128, 148, 150, 153, 156.
Afrika, äquatoriale Gebiete mit großen Sümpfen 256.
— Elefantenjagd 11.
Agamiden, gepanzerte 379, 380, 382.
Agathauma 340.
Aggsbach a. d. Donau, paläolithische Kulturschichte 1.
Ahorne, miozäne 214, 216, 245.
Aiptasia mutabilis 224, 225.
Aktinien 224, 225.
Alactaga jaculus 47, 350.
Aladdin in Wyoming, Cycadeenreste 436.
Alaska, Miozänflora 215, 235.
Albany County, Wyoming, Dinosaurierfunde 410, 411.
Albatros 305, 328, 329, 330, 331, 335.
Alberta, Canada 338, 339, 340, 341.
Alces latifrons 42.
Alces palmatus 42, 43.
Algacites 490.
Alken, Brutplätze 336.
Alligatoren im Miozän Österreichs 206.
Alligatorium 510.
Alligatorschildkröten im Miozän Österreichs 204.
Alligatorschildkröten, Lebensweise 387.
Allodon laticeps 435, 437.
Allosaurier 428.
Allosaurus fragilis 374.
Alnus Kefersteini 208.
Aloposaurus gracilis 589.
Alpenflora, arktische Elemente 53—57.
— asiatische Elemente 59, 60.
— der Miozänzeit 246, 247.
— Herkunft 51—66.
— meridionale Elemente 63.
— Relikte in den Voralpen 57, 58.
— tertiäre Elemente 52.
Alpengemse 44.
Alpenmurmeltier 46.
Alpenpferd 34.
Alpenpflanzen, Lebensbedingungen 52.
— Flucht vor den Eiszeitgletschern 52, 54—57.
— Wanderungen 53—58.
Alpenrosen 52, 61, 62, 66, 246.
— asiatische Herkunft 61, 62.
— tertiäres Element der Alpenflora 52.
Alpensteinbock 43, 44.
Alpiner Habitus 52.
Altililemur, Fettaufspeicherung für den Sommerschlaf 17.

Altmühlgebiet in Bayern 452—522.
Amazonas, Hochwasser 396.
— verglichen mit dem Atlantosaurusstrom 438, 439.
Amazonasstrom, Flußdelphin 240, 542.
Amazonen, Entstehung der Sage 140.
Amblypoda 181.
Ameisen, Hauptnahrung von Moloch horridus 380, 382.
— — — Phrynosoma 382.
— Nahrung von Orycteropus 123.
— — — Polacanthus 382, 516.
Ameisenfresser 125.
Amia im Mitteleozän 251.
Amiopsis im Wealden 390.
Ammoniten des Oberjura 453, 471—475, 487, 517.
— in der Magengegend eines Plesiosauriers gefunden 319.
— junge, Aasfresser 529.
Amphicotylus Lucasi 436.
Amphicyon maior 155, 199.
Amphicyoninae 136.
Amphipoden, Bohrgänge im Treibholz des Miozänmeeres 242.
Amphistegina 242.
Amphitragulus Boulangeri 191, 192.
Amussium denudatum 233.
Anaptomorphidae 293, 294.
Anaptomorphus 294.
Anas boschas, Beckenbau 360.
Anchilophus 188.
Anchitherium aurelianense 155, 188—191, 246, 266, 522.
— Ezquerrae 189.
— Zitteli 189.
Ancillaria 233, 234.
— glandiformis 234.
— obsoleta 234.
Ancylopoda 118—123, 197—198.
— im Miozän Österreichs 197—199.
Ancylotherium 119.
Andrásháza in Siebenbürgen 263.
Andriano, Unterpliozänfauna 141.
Anemone Appennina 63.
Anemonia sulcata 224, 225.
Angola, Welwitschia 603.
Ankylosauridae 383.
Ankylosaurus 339, 357, 358, 383.
Anneliden, Bohrgänge in Kalkfelsen 219.
Anoplotherium leporinum 196.
Alsine biflora 55.
Anpassung 268—271.
Anpassungen, fehlgeschlagene 269, 278, 369.
— konvergente 52, 195, 282, 536, 537, 603.
— parallele 52.
— schädliche 269.
— unvorteilhafte 369.
Anpassungstypus, idealer 284.
Anthonema problematicum 490.
Anthropomorphen, miozäne 200—202.
— mit Mesopithecus nicht verwandt 127.
Antidorcas marsupialis, gesellige Lebensweise 99.
Antilope cristata 193.
Antilopen der Massaisteppe 118.
— — Miozänzeit 193, 194.
— — Pikermifauna 95—105, 148, 150, 152, 156.
— echte 95.
— im gewöhnlichen Sprachgebrauche 97.
Antilopinae 95.
Antisirabé auf Madagaskar, katastrophaler Untergang der Fauna 162.
Antrodemus valens 358, 373, 374, 434, 435.
Antwerpen, Anhäufung tertiärer Cetaceenreste 146, 170, 241, 242, 530, 535.
Appalachen, Potomacflora 436.
Apteryx, sexuelle Unterschiede 370.
Apus apus 504.
Aquilonare Elemente der Alpenflora 63.
— Zeit 62.
Araucaria imbricata 489.
Araukarien, Nahrung von Iguanodon 367.
— der Solnhofener Schiefer 489, 499, 520.
Arca 220, 229, 235.
— barbata 220.
— turonica 235.
Archaeoceten 238, 239.
Archaeopteryx 331, 392, 453, 454, 459, 488—497, 519—521.
— lithographica 489, 492.
— Siemensi 488, 491, 492, 496.
Archaeosuchus Cairncrossi 566.
Archanthropus primigenius 70, 71.
Archelon ischyros 322—326, 387.
Archenmuschel 220, 229, 235.
Archichelonia 584.
Archipteren 513, 514.
Arctoidea 283, 289.
Arctomys bobac 46.
— marmota 46.
Arctostaphylos uva ursi 53, 55, 56.
Argentinien, Vorkommen von Smilodon 129, 131.
Arkansas River 301.
Arktische Elemente der Alpenflora 53—57.
— Miozänfloren 213—215, 235.
Arsinoitherium Zitteli 180, 181.
Artefakte aus der Aurignacienzeit 4, 6—9.
Arthotaxis 489.
Artiodaktylen der Bridger Beds 258, 276 bis 279.
Arve 60.
Arvicola agrestis 46.
— amphibius 46.
— arvalis 46.
— ratticeps 46.
Arvicolaknochen im Gewölle einer Eule, aus dem Löß 74.
Arvicoliden der Eiszeit 46.
Ascension, Pelagosit 229.
Aschen, vulkanische, der Alttertiärzeit Nordamerikas 252—255.
Asiatische Elemente der Alpenflora 59, 60.
Asphaltsumpf Rancho La Brea 452.
Aspidoceras 471, 473.
Aspidorhynchus acutirostris 507, 511.

Aster alpinus 57.
Asteracanthus, im Wealden 390.
Asthenodon 435, 438.
Atelodus pachygnathus 93, 94, 141—143.
Atlantosaurus Beds 405—449.
Au bei Hof am Leithagebirge 170, 205, 241.
Auerochse, als Jagdtier des Menschen 7, 9, 35, 37.
— Körperbau und Aussehen 36, 37.
— wilder, Aussterben in Europa 36.
Aurignacienkultur 4—9, 14, 28, 29, 35.
Aurikel 57.
Aussterben der Arten 550.
— der Dinosaurier 440.
— der Meeresreptilien in der Kreideformation 549—551.
— der Titanotheriiden, Ursache 268—271.
— des Mammuts 26, 27.
— des wilden Auerochsen 36.
— meist bedingt durch klimatische Umwälzungen 440.
Austern, miozäne 167, 236, 242.
— in der Oberkreide Nordamerikas 302.
— in der Strandregion von Busi 228.
Austernpoller 533.
Axishirsche 104.

Backenzahnbau der Equiden 113—117.
Baden bei Wien 167, 168, 232, 234.
Badener Tegel 233.
Bad Lands 255—258.
Bär, Brauner, eiszeitliche Darstellungen 34, 46.
Bär, Fettaufspeicherung für den Winterschlaf 17.
Bären der Eiszeit 34, 46, 47, 48, 50.
— Fehlen in Afrika 135.
— im Miozän Österreichs 200.
Bärenseefluß in Nordkanada, Miozänflora 215.
Bahamasinseln, Aeolian Rock 482, 483.
Baiera longifolia 489.
Balaena 538.
Balaeniden 542.
Balaenoptera 538.
Balaenopteriden 538, 542.
Balanen 224.
Balanus Holgeri 224.
Bananenfresser, miozäne 249.
Banksland, Miozänflora 235.
Baptanodon Beds 405.
Baptornis advenus 337.
Barosaurus 450.
Barsche, im Miozän Europas 205.
Bartenwale 238, 239, 538, 542.
Bartenwalstamm, kranker, aus der Miozänzeit 239.
Bathyopsis fissidens 260, 261.
Bathyopsiszone 259.
Baumkänguruh 376—378.
Baumschliefer 126.
Bauria cynops 590.
Beaufortschichten, geologisches Alter 563, 567.
— Gliederung 566.
Beckenlumen der primitiven Raubtiere 284, 285, 287.
Beerentang 226, 227.
Beinhüttensteinbruch in den Atlantosaurusschichten von Wyoming 408, 409, 435, 436.
Belemniten der lithographischen Schiefer 515, 516, 517, 518.
— des süddeutschen Lias 528, 530, 532, 533, 534.
— im Magen eines Hybodus gefunden 557, 558.
— in den Tendaguruschichten 444.
Belemnitenschlachtfelder 534.
Belemnites hastatus 518.
— semihastatus 515, 518.
Belgien, Mosasaurus aus der Oberkreide 309.
Bellsund, Spitzbergen 214.
Belly River-Formation 338, 339, 340, 341.
Belonostomus 390, 511.
Belostoma 512.
Beloteuthis subcostatus 530.
Beluga, freie Halswirbel 542.
Bennettiteen im Wealden 393.
Beresowkafluß in Sibirien, Mammutfund 22, 23, 24.
Bermudasinseln, Aeolian Rock 481—483.
Bernifal, Mammutzeichnungen 13.
Bernissart, Belgien 348—401.
— Fossilisation der Tierreste 393—399.
Bernissartia Fagesi 383, 385.
Bernsteinartiges Harz im Miozän Steiermarks 250.
Bernsteininsekten 452.
Betula prisca 208.
— pubescens 54, 64, 65.
Beulah Shales 405.
Beutelfuchs 376.
Beuteltiere, nicht die Ahnen der Plazentalier 285.
Bialowiczaer Wald, Wisent 37, 38.
Biber, im Miozän Österreichs 197.
Big Bad Lands 256, 304, 305.
Bighornbecken in Wyoming 292.
Big Horn Beds 252.
Bighorn Mountains 301, 406, 410.
Bilin in Böhmen, miozäne Flora 217.
Billings, Südmontana, Dinosaurierfundort 410.
Bilobites 490.
Biloculina 242.
Biologisches Trägheitsprinzip 268, 283.
Bipedie der Dinosaurier, in einer Steppe entstanden 383.
Birket-el-Qurun, Fayûm 180.
Birken als Nahrungspflanzen des Mammuts 27.
— im Miozän der Arktis 214.
Birkenmaus 46.
Birkenzeit des Postglazials 65.
Bisamberg bei Wien 166.
Bisamspitzmaus 47.
Biscaya, Anschwemmungen von Walleichen 146, 170, 241, 535.
Bison bonasus 37, 38, 40.
— europaeus 38.

Bison occidentalis 39.
— priscus, als Jagdtier des Eiszeitmenschen 9, 35, 37.
— — Tonmodelle aus der Grotte von Tuc d'Audubert 37, 38.
— — Unterschied von B. bonasus 73.
— sivalensis 97, 98.
— Verfilzung des Fells 27.
— Zeichnung in der Grotte von Font-de-Gaume 14.
Bitumengehalt der Liasschiefer Schwabens 531.
Bivalven aus dem Miozän des Wiener Beckens 221, 222, 230, 233, 234, 235.
Black Hills 406, 410.
Blackhawk, Cycadeenreste 436.
Blasentang 226, 227, 243.
Blaue Grotte auf der Insel Busi 228, 229.
Bleichböcke 95.
Blinkwater, Kapkolonie, Pareiasaurus 572.
Blitzschläge, Ursache miozäner Waldbrände 246, 250.
Blockschichten am Strande des Miozänmeeres des Wiener Beckens 218.
Blumenberg bei Eichstätt 459, 460, 477.
Bluthund, Bau des Hinterfußes 287.
Bobak 46.
Bogue-Chitto-Prärie in Alabama 312.
Bohnerze Süddeutschlands 196, 201, 202, 455.
Bohnerzbildungen der Schweiz, Säugetierreste 277.
Bohrende Meerestiere 218—223.
Bohrlöcher von Raubschnecken 169.
Bohrmuscheln 219—222.
— miozäne 167, 218, 221, 222, 223.
Bohrschwämme 218, 219, 223.
Boll 526, 535.
Bone Cabin Quarry 407, 408, 409, 435, 436.
Bonebed von Hastings 392.
Bonellia viridis 220, 221.
Bongoantilope 98.
Boocercus 98.
Boodontier 95—105.
Bos acutifrons 98.
— bonasus 38.
— im Pliozän Ostindiens 97.
— planifrons 98.
— platyrrhinus 98.
— primigenius, als Jagdtier des Eiszeitmenschen 9, 35.
— — Körperbau und Aussehen 36, 37.
— taurus, Abstammung 35, 37.
Boselaphus 98.
Bovinae 98, 105.
— sehr spät aus Asien ausgewandert 97.
Brachiosauridae 427.
Brachiosaurus 374, 424—427, 441, 448, 449, 450.
— Brancai 425.
— Fraasi 425, 426.
Brachycephale Titanotheriiden 272.
Brachydiastematherium transsylvanicum 263.
Brachyodonte Zahnkronen 121, 267.
Brachyphyllum longiramosum 489.
Brachypotherium brachypus 186.
Bradysaurus 571—576.
— Baini 572, 573, 574.
— Karpinskyi 575.
Branzino 231.
Braunalgen 227.
Braunbär, Unterschied vom Höhlenbären 47.
Braunfische, von Schwertwalen gejagt 315.
Braunkohlenbildungen Österreichs 170.
Braunkohlenflöze im Mitteleozän Wyomings 251.
Braunkohlenwälder der Miozänzeit Österreichs 246.
Braya alpina 55.
Breitenhüll 455.
Bretagne, Granitfelsen von Seeigeln angebohrt 221, 222.
Bridgerbecken, Wyoming 251—298.
Bridgerformation, Säugetierhorizonte 260.
Brontosaurus, Fortpflanzung 417.
— Gebißfunktion 417.
— Lebensbild 416.
— Modellrekonstruktion 415.
— Skelettrekonstruktion 414.
— excelsus 358, 374, 408, 410, 412—417, 420, 423—426.
Brückenechse 463, 568.
Brühl bei Wien, Schwarzföhrenwälder 216.
Brünn, Mähren, Holzkohlen im Miozän 250.
Brünner Rasse 70.
Brüttelen, Schweiz 194.
Brule Clay 256.
Brunella grandiflora 63.
Bruniquel, Mammutdarstellung 15.
Brutplätze von Meeresvögeln 336.
Bryozoen 225.
Bubalidiniden 97.
Bubalus 97.
— platyceros 98.
Bubo maximus 51.
Buccinum 233, 234.
— vindobonense 234.
Buchenzeit, folgt auf die postglaziale Eichenzeit 65.
Budorcas taxicolor 96.
Bückeburg, Fährten im Wealdensandstein 362, 400.
Bühlstadium der Würmeiszeitgletscher 64.
Bulimina 243.
Bulla lignaria 234.
Bunohyrax 126.
Bunolophodon angustidens 83—85, 92, 93, 172—183.
— arvernensis 83—85, 88.
— longirostris 82—91.
— suide Reihe der Mastodonten 178.
Burdigalien (Untermiozän) 247.
Buschböcke 98.
Busi, Blaue Grotte 228, 229.
Butte Creek, Kansas 307, 337.
Buxus sempervirens 63.

Caesalpinien, im Miozän von Oeningen 216.
Calaminthe alpina 57.
Calamopsis Bredana 216.
Callopterus, im Wealden 390.
Calvinia in der Kapkolonie, Mesosaurusfund 565.
Camarasaurus 416.
Camelopardalis 104, 106, 107, 142, 143.
— attica 142.
— im Unterpliozän von Pikermi 107.
— parva 142, 143.
Camptosaurus 358, 371, 411, 413, 433.
— Browni 411, 413.
— dispar 371.
— nanus 433.
Campylognathus 530.
Cancellaria Puschi 234.
Canidae der Pikermifauna 136.
Caniden, im Miozän Österreichs 199, 200.
— wahrscheinlich die Ahnen der Robben 291.
Canis lagopus 44, 48.
— Inostranzewi familiaris 287.
Cantharus Tietzei 232.
Canyon City, Colorado, Dinosaurierfundort 410, 411, 429.
Capella rupicapra 44.
Capra 43, 44, 96.
— ibex alpinus 43, 44.
— — priscus 43.
Capreolus Lóczyi 103.
— pentelici 103, 104.
Carcharodon megalodon 170, 237, 244.
— Rondeletii 170.
Cardamine alpina 55.
Cardita Jouannetti 235.
Cardium 242.
— hians 235.
Carex 55, 214.
— nordisches Element der Alpenflora 55.
Carlilleschiefer 300.
Carnivora fissipedia 278, 289.
Carnivoren der Bridger Beds 258, 278—289.
— der Pikermifauna 129—138, 147, 150, 154.
— im Miozän Österreichs 198.
— — — von Steinheim 155.
Carya bilinica 208.
Cassis mammillaris 234.
— saburon 233, 234.
Castanea Kubinyi 217.
Castillo, Höhle, Wildpferddarstellung 33.
Castle Rock in Gove County, Kansas 304.
Catenella opuntia 229.
Caturus 390, 511.
Cave Sandstone 566.
Cavicornier der Pikermifauna 94—105.
— in Zentralasien entstanden 94.
Cedar Creek 290.
Central Great Plains 256, 299.
Centrosaurus 340.
Cephalophinae 97.
Cephalophus 97.
Cephalopoden der Solnhofener Schiefer 433, 453, 468, 471—475, 484, 487, 513, 516—518.
Cephalopoden des deutschen Lias 528—530, 532—534.
Cephalopodenreste, in der Magengegend eines Plesiosauriers gefunden 319.
Ceratops 340.
Ceratopsidae 339—342, 383.
Ceratorhinus sansaniensis 186, 187.
— Schleiermacheri 93, 141—143.
— simorrensis 187.
— sumatrensis 93.
Ceratosaurus 373, 374, 428, 434.
— nasicornis 434.
Ceratotrochus 233.
Cerithium lignitarum 234.
Cerro di San Isidro 189.
— Lago, Uruguay, Mesosaurier 566.
Čertova dira, Funde des Waldelchs 42.
Cervicaprinae 97, 99.
Cervus canadensis 41, 73.
— elaphus 41.
— pentelici 103, 104.
Cestracion Zitteli 504, 510.
Cetaceen der Miozänzeit 172, 238, 239, 240.
— Fossilisationsprozeß 241.
— Gliedmaßengelenke 419.
— Lage der Nasenöffnungen 420.
Cetotherium ambiguum 237, 239.
Chadron Clay 256.
Chalicotheriiden, im Miozän Österreichs 197—199.
Chalicotherium, Aussterben 123.
— Erhaltungszustand in Pikermi 152.
— Goldfussi 118—121, 197.
— pentelicum 120, 121, 141, 142.
— sinense 122.
— sivalense 122.
— verglichen mit Titanotherium 264—266, 270.
Chamaebuxus alpestris 63.
Chamaeleo bifurcus 370.
— Oweni 370.
Chamaeleoniden, sexuelle Unterschiede 370.
Cheirolepis 391.
Cheiromys madagascariensis 292.
Chelonier, stammen von Cotylosauriern ab 583, 584.
Cheloniidae 325, 386, 387.
Cheloniidea 323.
Chelura terebrans 242.
Chelyconus ventricosus 234.
Chelydra Decheni 204.
— Murchisoni 204.
Chelydridae 387.
Chelydriden im Miozän Österreichs 204.
Chenopus pes pelecani 234.
Cheyenne Sandstone 406.
Chimaeriden der Solnhofener Schiefer 505, 510.
— des deutschen Lias 556, 558.
— des englischen Lias 557.
Chimaeropsis 510.
Chirogaleus, Fettaufspeicherung für den Sommerschlaf 18.
Chirothauma macrosoma 515, 518.

Chitracephalus Dumoni 386, 387.
Chlamydosaurus Kingi 353.
Choerolophodon Pentelici 82—91.
Choeropotamus steinheimensis 522.
Choerotherium sansaniense 155, 195, 196.
Chondrosteus 557.
Chresmoda obscura 459, 463, 512.
Chrysophrys aurata 231.
Cinnamomum 209.
Cistecephalus Beds 566.
— microrhinus 582, 583.
Clanculus corallinus 6.
Claosaurus 338, 339, 371.
Clark Fork Beds 292.
Clausilia 46.
Clemmys 321.
— polygolopha 204.
Clidastes 307—309, 315—317.
— pumilus 310.
— Sternbergi 315.
Cliona 218, 219, 223.
Clypeaster 237, 242.
Coccolepis macropterus 390, 391.
Coculites im Miozän von Nordgrönland 215.
Coelacanthiden der Solnhofener Schiefer 506, 511.
Coeloceras 530.
Coelodonta antiquitatis 28—32.
— — neue Rekonstruktion 31.
Coelodonta Merckii 30.
— simus, Kopfhaltung 30, 31.
— tichorhinus 28—32.
Coelodus, im Wealden 390.
Coelosuchus Reedi 437.
Coffee Mill Hell Creek 304.
Colobus grandaevus 196.
Colorado, Central Great Plains 299.
— Huerfano Beds 252.
— Uinta Beds 252.
Columbella rustica 6.
Colymbiden 334, 337.
Colymbus glacialis 332, 337.
— septentrionalis 333.
Comanche Series 406.
Combarelles, Mammutzeichnungen 13, 17, 26.
Como, Wyoming 410.
— Beds 405.
— Bluffs 409.
Compsognathus longipes 357, 461, 487, 492, 512, 518, 519.
Condylarthra 125.
Coniferen im Miozän Österreichs 208, 216, 217.
Conioselinum tartaricum, in den Alpen entdeckt 59, 60.
Conocephalus 512.
Conus 242.
— antediluvianus 169.
Converse County 342, 343, 365, 397, 398.
Convolvulaceen im Miozän von Oeningen 216.
Corallina officinalis 229.
Corallinen 225.
Corbula, im Wealden 401.
Cornstones der Karrooformation 602.
Cornus im Miozän der Arktis 214.
Coryphodontiden 261.
Coryphodonzone 274.
Corythosaurus casuarius 338, 344, 371.
Cottonwood Creek 255.
Cotylosauria 568, 588, 597.
Cricetus frumentarius 46.
Cricetodon 197.
Criotherium argaloides 97, 103, 141, 143, 144.
Cristellaria 242.
Crocodilidae 386.
Crocus Neapolitanus 63.
Cryptodira 387.
Ctenacodon serratus 435, 437.
Cuspiteuthis acuarius 528, 530, 532—534.
Cypris, im Wealden 401.
Cyrena, im Wealden 401.
Cycadeoidea Tysoniana 439.
Cycadofilicineen des Wealden 393, 401.
Cyclonassa neritea 6.
Cymatophlebia longiolata 514.
Cynocercus 323.
Cynodontinae 199.
Cynopithecidae 127, 128.
Cynognathiden 583—595.
Cynognathus 583—597.
— Beds 566.
— Lebensweise 594.
— crateronotus 587, 590, 593.
Cyperus 214.
Cypraea Lanciae 234.
Cyrtodelphis sulcatus 240.
Cystoseira 225, 227, 228.
— barbata 228.

Dachs, Fettaufspeicherung für den Winterschlaf 17.
— der Pikermifauna 137, 138.
— im Miozän Österreichs 200.
Daiting 455, 490, 507.
Dallas County, Alabama 312.
Dalmatinische Inseln, Föhrenwälder 216.
Damaliscus 97.
Dambach in Bayern 454.
Damhirsch, verwandt mit dem Riesenhirsch 41.
Danien 339.
Dapedius politus 558, 559.
Daphne Blagayana 216.
Daumen von Iguanodon, als Waffe benützt 364.
Daunstadium der Würmeiszeitgletscher 64.
Decapoden der Solnhofener Schiefer 510 bis 513, 516, 517.
Degeneration bei fossilen Bartenwalen 239.
— des Mammuts 26, 27.
Delphine, Konvergenzen mit den Ichthyosauriern 536—543.
— miozäne 244.
— Wirbelverschmelzung 542.
Delphinoceten, Unterschiede in der Körperform 317.
Delphinognathus conocephalus 585—587.

Dendroconus Daciae 223.
Dendrohyrax terricola 126.
Dendrolagus doreyanus 376—378.
Dentalium 233, 234.
— Bouéi 234.
Dentex vulgaris 231.
Dermatocarpon adriaticum 229.
Dermatochelyidae 387.
Desmana moschata 47.
Deutsch-Südwestafrika, Eurydesmenschichten 564.
Diademodon Browni 596.
Diagonalschichtung in Dünen 481, 482.
Diamantengruben Südafrikas 566, 567.
Diceratherium 187.
Diceratheriumzone 274.
Diceratops 340.
Diceros bicornis 93.
— pachygnathus 93, 94, 141—143.
Dichobune leporinum 196.
Dicotyledonen, fehlen in den Wealdenbildungen 393.
Dicraeosaurus Hansemanni 448.
— Sattleri 448.
Dicroceros elegans 192.
— furcatus 155, 191, 192, 246, 522.
— Pentelici 103, 141.
Dicrocynodon 435, 438.
Dicynodon 576—583.
Dicynodon Halli 579—583.
— Trautscholdi 582.
Dimetrodon 586.
Dinictis squalidens 130.
Dinocephalier 586, 587.
Dinoceratiden 261.
— Schädelzapfen 262, 271.
Dinocyon göriachensis 199.
Dinosaurier, arborikole Ahnen 383.
— Aussterben 550.
— Beckenformen 358, 359.
— der Oberkreide, Lebensbedingungen 339.
— — Tendaguruschichten 424—426, 440 bis 449.
— — Unterkreide Belgiens 348—401.
— Fährte in den Solnhofener Schiefern 460.
— fleischfressende, aus der Oberkreide Nordamerikas 339, 344.
— Funde im Cave Sandstone Südafrikas 566.
— Funktion des Schwanzes 359.
— Phalangenzahlen 361.
Dinotherium bavaricum 183, 184, 244, 245.
— — von Franzensbad, Rekonstruktion 248.
— giganteum 91—93, 184.
— gigantissimum 12, 91.
— in Pikermi selten 153.
— von Samos 141.
Diomedea 328—331, 335.
Diospyrus im Miozän von Nordgrönland 215.
Diplacodon 260, 264.
Diplacodonzone 260.
Diplocynodon Darwini 206.
— nom. praeocc. 435.
Diplodocus 374, 383, 407—427.
— Carnegiei 411, 417, 418, 421, 423.
Diplodocus longus 419.
— Vorkommen und Erhaltungszustand 407, 410—412.
Diplosaurus felix 437.
Dipneusten 391, 392.
Dipodomys Phillipsii 350.
Dipteren, in den Solnhofener Schiefern sehr selten 516.
Dipus aegyptiacus 350.
Discina 529.
Docodon 435, 438.
Dögling 542.
Dogger Englands, Megalosaurusfund 373.
Dolichocephale Titanotheriiden 272.
Dolichorhinus hyognathus 267, 271, 272.
Dolichorhynchops Osborni 317.
Dolichosauria 307.
Dollosches Gesetz 115, 116, 283.
Domestikation des Auerochsen 37.
Domestizierte Tiere, von Panik ergriffen 159.
Donau bei Wien 166.
Doppelnashorn, afrikanisches 93.
Dorcatherium crassum 192, 193.
— Guntianum 192.
— Peneckei 192.
Dorsetshire, Chimaeridenreste im Lias 557, 558.
Dorygnathus 530.
Dosidicus gigas, in ungeheuren Mengen an die Küste geworfen 534.
Draba affinis 58.
Drachenflieger 389.
Drakenberge 566.
Drazi in Euboea, Vorkommen der Pikermifauna 154.
Dreißigjähriger Krieg, Mammutfunde bei Krems 1, 2.
Dremotherium 191.
— Pentelici 103.
Dromedar, Fetthöckerbildung 17.
Dryas octopetala 53, 54, 64, 65.
Dryaszone vor dem Rand des nordischen Inlandeises 54.
Dryopithecus 197, 200—202.
— chinjienensis 202.
— Darwini 200, 201.
— Fontani 201.
— germanicus 202.
— giganteus 202.
— punjabicus 202.
— rhenanus 202.
Dschiggetai 32, 34.
Dürre, Todesursache der Tiere 157.
Dugong 240.
— Flossenbau 309.
— verglichen mit Lystrosaurus 576, 577.
Dwina, Funde permischer Reptilien 575, 582, 595, 596.
Dwykaschichten 563.

Eagle Tail, Colorado, Gips im Niobrarakalk 303.
Eccasaurus priscus 566.

Echidna, Stellung der Scapula verglichen mit Dicynodon 580.
Echinostrobus Sternbergi 489.
Edelhirsch 41.
Edelkastanien im Miozän Österreichs 209, 216, 217.
Edelweiß, asiatischer Herkunft 58, 59, 66.
Edentaten der Alten Welt 124, 125.
— Südamerikas 119—121, 124, 125, 292.
Edmontonformation 339.
Eggenburg 206, 224, 237.
Eggenburger Miozänbucht, Austernbänke 237.
Eibenbäume im Miozän der Arktis 214.
Eibiswald in Steiermark 170, 189, 208, 216.
— miozäne Palmenreste 216.
Eichen, immergrüne, im Miozän Österreichs 209.
— im Miozän Grönlands 215.
— — — von Öningen 216.
Eichenzeit des Postglazials 65.
Eichhörnchen, im Miozän Österreichs 197.
Eichstätt 452—522.
Eidechsen, Ahnen der Mosasaurier 306, 307.
— Gastrolithen 320.
— Schläfengruben 323.
Eifeler Maare 566.
Einsiedlerkrebse 222.
Eintagsfliegen der Solnhofener Schiefer 514.
Einzelkorallen, miozäne 233.
Eisfuchs 44.
Eistaucher 332, 337.
Eiszeit, permische 563, 564.
Eiszeitmensch, Waffen 67.
Ekkaschichten 563.
Elasmobranchier der Oberkreide Nordamerikas 320.
Elasmosaurus, Gastrolithen 319.
— Halslänge 318, 553.
— ischiadicus 317.
— platyurus 316, 318.
— Snowii 316.
Elch 42, 43.
Elefant, afrikanischer 118, 176, 177.
— — Schulterhöhe 12.
— indischer, Halslänge 177.
— — normale Standstellung 17—19.
— — Schädelhöhe 176.
— — Widerristhöhe 12.
Elefanten, Ähnlichkeit ihrer Handform mit Stegosaurus 432.
— digitigrad 179.
— Halsverkürzung 176.
— Luxation des Ellenbogengelenkes 18, 19, 182, 183.
— Vergleich der Gliedmaßenstellung mit den Sauropoden 417, 422.
— — mit Uintatherium 181, 262.
— werden nicht von Löwen angegriffen 373.
Elefantenjagd in Afrika 11, 27.
Elefantenrüssel, Entstehung 177.
Elenantilope 98.
Elephas antiquus, Begleiter des Wollnashorns 28.
— — Funde in Schwaben 9, 11.
Elephas antiquus, zeitliche Verbreitung 26.
— aus Mastodon latidens hervorgegangen 83.
— Columbi 22, 23.
— — Stoßzähne 178.
— meridionalis, Körpergröße 12, 91.
— — Zahnform 266.
— primigenius 1—28, 86, 176, 178.
— — Degeneration 26, 27.
— — fehlerhafte Rekonstruktionen 18—20, 25, 26.
— — geographische Verbreitung 26.
— — Gliedmaßenstellung 18—20.
— — Krümmung der Stoßzähne 178.
— — Rassenverschiedenheiten 21.
— — Schädelprofil 176.
— — Zahl der Joche im letzten Molaren 86.
— — zeitliche Verbreitung 26, 27.
— tritt zuerst im Oberpliozän auf 83.
— trogontherii, zeitliche Verbreitung 26.
Elfenbeinpfriemen des Aurignacienmenschen 7.
Elfenbeinschätze Sibiriens 27, 28.
Elgin, Schottland 400, 597.
Elginia mirabilis 597.
Elkader, Kansas 337, 338.
Elonichthys 599.
Embrithopoda 181.
Embryonen der Ichthyosaurier 544—546.
Emersionszone 224.
Emyden, im Mitteleozän Nordamerikas 251.
Emys, Entwicklungsstufe 321.
— loretana 204.
— orbicularis 204.
Endothiodon Beds 566.
England, Fund von Stegosaurus 428.
Enhydra lutris 549.
Enneodon 435, 438.
Enten im Miozän von Steinheim 155.
Enteromorpha compressa 226.
Entomophilie von Welwitschia 603.
Enziane der Hochalpen, Tertiärrelikte 52, 212.
Eobasileus 260, 262, 263.
Eobasileuszone 260.
Eoceros, im Miozän Europas 97.
— clavatus 193, 194.
— cristatus 193—195.
— Martinianus 193, 194.
— sansaniensis 193, 194.
Eohippus pernix 271, 274, 275.
Eomoropus 122.
Eotitanops borealis 264, 271.
Ephemeriden der Solnhofener Schiefer 514.
Ephyropsites jurassicus 466, 519.
Epithekale Panzerbildungen der Schildkröten 323.
Eppelsheim bei Mainz 197, 202.
Equiden des nordamerikanischen Tertiärs 274—276.
Equus Abeli 34, 114, 117.
— caballus fossilis 32.
— — hypsodont 266.
— ferus 32—24, 117.
— — eiszeitliche Darstellung 49.
— Gmelini 33.
— Granti 110.

Equus hemionus 32, 34.
— mosbachensis 34.
— pectinatus 117.
— Przewalskii 32, 33, 34.
— Stenonis 115.
— süssenbornensis 34.
— taubachensis 34.
— Phylogenie 275.
— Verwandtschaft mit Hipparion 113, 114, 115, 116, 117.
Erdferkel 123, 124, 125, 141, 352.
— der Samosfauna 141.
— Gehirntypus 125.
— geht zuweilen biped 352.
— Zahnbau 125.
Erdkänguruhs 376.
Erdwachslager von Starunia, Nashornfund 29, 30, 452.
Erinaceus sansaniensis 198.
Eryon arctiformis 512, 517.
Eryoniden 512, 517.
Esel, Bau der Backenzähne 115.
Euboea, Pikermifauna 154.
Eucreodi 280, 283.
Euelephas maximus, Schädelbau 21.
Eugnathus 511.
Eulen der Eiszeit 50, 51.
— miozäne 249.
Eulengewölle aus dem Löß 74.
Eunice Harrasi 220, 221.
Eunnotosaurus africanus 584, 585, 586.
Euphorbien, Konvergenz mit Kakteen 603.
Eurhinodelphis 541.
Eurhinosaurus longirostris 540, 541, 543, 560.
Eurydesma globosum 565.
Eurydesmenschichten, Verbreitung 564, 565.
Eurypterygius 539, 540.
— communis 539.
Eurysternum Wagleri 499, 508.
Euscorpius carpathicus 66.
Exkremente, in den Solnhofener Schiefern erhalten 482.

Fächerpalmen im Miozän von Oeningen 216.
Fährten im deutschen Wealden 362, 392.
— von Iguanodon 362, 363.
Fährte von Megalosaurus? 362.
Fährten, in den Solnhofener Schiefern 459, 460, 461, 462, 492, 496.
— aus dem Perm von Cutties Hillock in Schottland 581.
Fälschungen fossiler Tierreste 174, 175.
Fältelung des Schmelzes der Equidenmolaren 113, 114, 115, 116, 117.
Fagus silvatica 65.
— feroniae 208.
Falken, miozäne 249.
Falklandinseln, Brutplätze der Pinguine 336.
Fallgrubenjagd des Eiszeitmenschen 8, 9, 27.
Farbknollen in der Kulturschichte von Krems 6.
Farne des Wealden 393.
Farne des Solnhofener Schiefers 489.
Fasan, Flügelbau 490.
— Schwanzfedern 494.
— in der Pikermifauna 138.
Fäulen als Zwischenlagen der Plattenkalke Bayerns 484.
Faulbäume, im Miozän von Oeningen 216.
Faultiere 125.
Federgras 63.
Fehlgeschlagene Anpassungen 269, 278, 369.
Feigenbäume im Miozän Österreichs 209.
— im Miozän von Oeningen 216.
Feildenia 214.
Feldhase 352.
Feldmaus 46.
Feliden der Pikermifauna 129—133.
Feliden, im Miozän Österreichs 198, 199.
Felis catus 50.
— concolor 130.
— Edwardsi 49.
— leiodon 133, 136.
— leo 49, 50.
— lynx 50.
— manul 50.
— neas 141.
— pardus 50, 133.
— spelaea 48, 49, 50.
— Schädelmuskulatur 132.
— tetraodon 199.
— turnauensis 199.
Fellfärbung der großen eiszeitlichen Huftiere 36.
Felsenkalk des Altmühlgebietes, Bayern 457.
Felsküsten des Wiener Beckens in der Miozänzeit 217.
Fetthöckerbildung bei Säugetieren 17, 18.
Fettschwanzschafe, Fettaufspeicherung 17.
Feuerland, Gletscher 565.
Feuerstellen des Eiszeitmenschen 4, 5, 6, 8.
Fichte im Miozän der Arktis 214.
Ficula cingulata 234.
Ficus 209.
Fiederpalmen im Miozän Europas 216.
Figuier, Gard, Mammutdarstellung 16.
Fingertier 292.
Finwale 239, 538, 542.
Fische aus dem Miozän Österreichs 169, 205, 231, 232, 234.
— im Mitteleozän Nordamerikas 251, 252, 254.
— in der Oberkreide von Kansas 305, 320, 326.
— aus dem Wealden 348, 390, 391, 392.
— der Solnhofener Schiefer 453, 456, 464, 465, 486, 499, 503—507, 510, 511.
— der Karrooformation 599, 601, 602.
— Hauptnahrung der Mosasaurier 310, 320.
— in der Magengegend eines Plesiosauriers gefunden 319.
Fischfauna der norwegischen Poller 533.
Fischotter, Funktion des Schwanzes 549.
Fischottern, im Miozän Österreichs 200.
Fischreste aus den Atlantosaurus Beds 436, 437.

Fissipedia 278, 289.
Fissurella 228.
Fjorde Norwegens mit Pollern 531.
Flabellaria oeningensis 216.
Flabellum 233.
Flamingo im Miozän von Steinheim 155, 206.
Flattertiere 389.
Fledermäuse im Miozän Österreichs 198.
— in der Samosfauna 141.
Fleins des deutschen Lias 526.
Fliegen, als Befruchter der Alpenpflanzen 55.
Flinz, Plattenkalk 473, 474.
Flora der Alpen, Geschichte 51—63.
Flora der Eiszeit Europas 51—66.
Flora von Pikermi in der unteren Pliozänzeit 99, 100, 111, 122, 139.
Flora, miozäne, Europas 207—217, 244 bis 247.
Flora der Zeit der Atlantosaurus Beds 436.
Flora der Solnhofener Schiefer 489, 490.
Flora der Karroowüste in der Permzeit 599, 602, 603, 604.
Florfliegen der Solnhofener Schiefer 507, 514, 515.
Florideen 229.
Flügelbau von Archaeopteryx 490.
Flugfisch aus dem deutschen Lias 558.
Flugsaurier aus dem Lias Deutschlands 530.
— — — Oberjura Deutschlands 493—506.
— — — Wealden 387, 388, 389.
— — der Oberkreide von Kansas 326—331.
Flußdelphine 537.
Flußpferd, ähnliche Lebensweise wie Lystrosaurus 577.
— Lebensweise mit der der Sauropoden verglichen 418, 419.
Flyschfukoiden 227.
Flyschzone, Bruchrand gegen das Wiener Becken 236, 246.
Föhren der Eiszeit 51.
Föhren, miozäne 208, 214, 217, 244, 245.
Fondi duri 230.
Font-de-Gaume, Darstellung eines Höhlenlöwen und von Wildpferden 49.
— Mammutzeichnungen 13, 14, 15, 17, 26.
— Nashornzeichnungen 28, 29.
Foraminiferen des Wiener Beckens 236, 242, 243.
Fort Union Beds 252.
Fossilisationsvorgänge bei Hochseetieren 241, 242, 243.
Frakturen von Knochen in den Pikermitonen 158, 159.
Frankendolomit 557.
Frankenjura 457.
Franzensbad, Dinotherium bavaricum 248.
Fraßspuren 452.
Fremont County, Colorado, Dinosaurierfunde 410, 429.
Freßplätze an Oasen 146, 154.
Friedhof der Namenlosen bei Wien 399.
Frösche aus dem oberen Jura bekannt 391, 392.
Froschlöffelkraut im Miozän Spitzbergens 214.
Fucoides granulosum 525, 526.
Fucus virsoides 226, 227.
Füchse 68.
Fukoideen (Braunalgen) 227.
— fossil im Lias 227, 525, 526.
Fukoiden im Flysch (Bohrgänge von Anneliden) 227.
Furchenwale 239, 538, 542.
Fusus 233, 234.
— Valenciennesi 234.

Gablergeweih 192.
Gadidae im Miozän des Wiener Beckens 232.
Gadus elegans 232.
Gänse, sexuelle Unterschiede 370.
— im Miozän von Steinheim 155.
Gaisberg bei Eichstätt 459.
Galeocerdo 320.
Galerie des Fresques (Font-de-Gaume), Mammutzeichnungen 13, 14.
Galerix exilis 198.
Galesuchus 596.
Gallus Aesculapii 138.
— domesticus, Becken 356.
Gangamopteris 564.
Gangesdelphin, blinder 542.
Garden Park, Colorado, Dinosaurierfunde 410, 411, 429.
Gargas, Mammutzeichnungen 13.
Garneelen 168.
Gastrochaena dubia 219, 220.
Gastrolithen bei Plesiosauriern 319.
— — Robben 320.
Gastropoden aus dem Miozän des Wiener Beckens 233, 234.
Gauderndorfer Miozänbucht, Austernbänke 237.
Gavia immer 337.
Gaviale 206, 555, 556.
Gavialis gangeticus 556.
Gavial, im Miozän Österreichs 206.
Gazella brevicornis 80, 100, 147.
— deperdita 100, 101, 141.
— Gaudryi 143, 144.
Gazellen, asiatische Herkunft 59.
— der Pikermifauna 95—101, 147, 149.
— echte 95.
— typische Wüsten- und Steppenbewohner 99.
Gazellinae 95.
Gehirne, in Torfmooren zuweilen gut erhalten 400.
Gehörknochen der Fische 169, 231, 232, 234.
Geißbrasse 231.
Gelenkluxation beim Elefanten 18, 19.
Gemse, als Jagdtier des Eiszeitmenschen 7.
— asiatischer Herkunft 44, 96.
— Form des Gehörns 194.
— im Löß Europas 44.
Generalisierte Typen 289.
Genfersee 215.

Geniohyus 126.
Gentianen 52, 246.
Geocoma carinata 456, 519.
Geosaurus gracilis 500, 509.
— suevicus 500—502.
— Schwanz als Lokomotionsorgan 308.
Gespenstheuschrecken 459.
Gewölle einer Eule aus dem Löß 74.
Gibbon geht biped 353.
Gibbons 200, 201, 203.
— miozäne 246.
Gigantosaurus africanus 441.
— robustus 441.
Gingko bilobata 207.
— flabellata 489.
— im Miozän von Nordgrönland 215.
Gingkoaceen, im Wealden 401.
— des Solnhofener Schiefers 489, 499.
Gipsausscheidungen im Niobrarakalk 303.
Giraffen, zentralasiatischer Ursprung 59, 105.
— im Unterpliozän von Pikermi 104, 105, 106, 107.
Giraffenzunge, mit jener von Iguanodon verglichen 367.
Glattwale 542.
Glaziale Ablagerungen Südafrikas 563, 564.
Gletscherschliffe in Südafrika aus der Permzeit 564.
Gliedmaßenfrakturen an Tieren der Pikermifauna 157, 158.
Globidens 307, 309.
— alabamaensis 312.
Globigerina 243.
Glockenblumen, tertiäres Element der Alpenflora 52.
Gloggnitz in Niederösterreich 166, 244.
Glossopteris indica 564.
Glossopterisflora 564.
Gloucestershire, Dinosaurierfund 373.
Glyptodonten, Rückenschild mit dem von Polacanthus verglichen 378.
— verglichen mit den ältesten Schildkröten 586.
— — — — Pareiasauriern 576.
Glyptostrobus europaeus 208.
— im Miozän der Arktis 214.
Gnetaceen 603, 604.
Gnu, mit Zebras vergesellschaftet 99, 159.
Göriach 170, 187, 189, 197—200.
Goldbrasse 231.
Golf von Triest, Medusenschwärme 485, 486.
Golfstrom, 1882 bei Neuengland verschoben 236.
Gomphotherium productum 175, 176.
Goniopholis Gilmorei 437, 440.
— simus 383—385, 436.
Gordonia Traquairi 581, 582.
Gorgognathus 586.
Gorgonops torvus 593, 596.
Gorgonopsia 596.
Gorgonopsiden 586.
Gove County, Kansas 303, 337, 338.
Grabende Huftiere 118—123.
Graculavus 337.
Gramineen, Nahrung des Mammuts 27.
Grand River, Colorado, Dinosaurierfundort 410.
Granit, von Seeigeln angebohrt 220, 221.
Grantzebra 110.
Great Dinosaur Quarry in Wyoming 408.
— Oolithe 373.
Green River, Utah, Dinosaurierfundort 410.
— — Schiefer 252.
Greifenstein bei Wien 166.
Grinnelland, Jahrestemperatur in der Miozänzeit 215.
— Miozänflora 213, 214.
Griphopithecus Suessi 200, 201.
Griqualand-West, Gletscherschliffe aus der Permzeit 564.
Grönland, Miozänflora 213, 215.
— Jahrestemperatur in der Miozänzeit 215.
Grönlandswal 538.
Groß-Namaland, Eurydesmenschichten 564, 565.
Grotte du Trilobite, Frankreich, Nashorndarstellungen 28, 29.
Grottenolm 308.
Grünalgen 243.
Grus Pentelici 138.
Gryllacris 512.
Gschnitzstadium der Würmeiszeitgletscher 64.
Gürteltiere 125, 292.
Gulo borealis 44, 50.
Gymnospermen des Wealden 393.

Haarfarbe des Mammuts 23—25.
Hadrianus 251.
Hahn, Gangart 356.
Haifische des Miozänmeeres 170, 237.
— der Oberkreide Nordamerikas 320.
— — Solnhofener Schiefer 503, 504, 510.
— des deutschen Lias 555, 557, 558.
Hainburg bei Wien 166.
— miozäne Sirene 240.
Hainburger Berge 166, 167.
Hainosaurus 307.
Halbaffen, plistozäne, Madagaskars, Fettanhäufungen 17.
— — — von Krokodilen überfallen 254.
Halberstadt, Triassochelys 321, 323, 583.
Halicore, Flossenbau 309.
Halsbandlemming 44, 46.
Hamster im Löß 46.
— — Miozän Österreichs 197.
Hannover, Fährten von Iguanodon 361.
Haplacanthosaurus priscus 411.
— Utterbacki 411.
Haploceros 96.
Haploscapha grandis 301, 302.
Harpagolestes macrocephalus 284.
Harpoceras Lythense 529, 530.
Harrl bei Bückeburg 400.
Hartit in einem miozänen Flöz Steiermarks 250.
Haselstrauch im Miozän der Arktis 214.
Hastings, Fährten von Iguanodon 363.

Hastings, Fund eines Säugetierzahns im Wealden 392.
Hatteria 568.
Hausente, Beckenbau 360.
Haushuhn, Becken 356.
— sexuelle Unterschiede 370, 371.
Hausrind, Abstammung 35, 37.
Hay Creek, fossile Pflanzen 436.
Heiligenstadt in Wien, Dicroceros furcatus 191.
— — — Equus Abeli 34.
— — — gehäuftes Vorkommen von Seesäugetieren 535.
— — — Nagerfunde im Löß 45, 46.
— — — sarmatische Bartenwale 239.
Helaletes 273.
Heliactis belli 224.
Helicophora 98.
— rotundicornis 102, 141.
Helix 46.
Helladotherium Duvernoyi 106, 107, 141.
Helohyus 276.
Helouan 447.
Hemiacodon 294.
Hemibos acuticornis 98.
— antilopinus 98.
— occipitalis 98.
Herefordshire, Old Red Sandstone 598.
Hermelin 50.
Hernals in Wien, miozäne Edelkastanien 207.
— — — sarmatische Bartenwale 239.
Hesperornis regalis 328, 331, 332, 334—336, 494.
Heterodontus Zitteli 504, 510.
Heuschrecken der Solnhofener Schiefer 512, 519.
Heuschreckenbaum in den Potomacschichten Nordamerikas 436.
Hierosaurus 338, 339.
Himalaya 213.
Hipparion 109—117, 141—145, 147, 148, 150—153, 156, 158, 159, 189, 274.
— crassum 115, 116.
— Erhaltungszustand in Pikermi 150—153.
— Gliedmaßenbau 112, 113.
— Habitusbild 109, 111.
— Häufigkeit in Pikermi 150.
— Leitart der Pikermifauna 109.
— mediterraneum 111, 113, 114, 116, 117, 141—143, 153, 156.
— minus 115—117, 141, 143, 153.
— Verwandtschaft mit Equus 113—117.
— Whitneyi 274.
— zerbissene und zerbrochene Knochen 156, 158, 159.
Hipparionfauna 110.
— Wanderungen 144, 145.
Hippotraginae 97.
Hippotragus 97.
Hirsch, als Jagdtier des Aurignacienmenschen 7.
Hirsche, aus dem Miozän des Wiener Beckens 246.
— geweihlose, im Miozän von Steinheim 155.
Hochalpenflora, tertiäre Elemente 212.
Hochseecephalopoden in den lithographischen Schiefern 518.
Hochseeformen des miozänen Mediterranmeeres 237—241.
Höflein bei Wien 166.
Höhlen, Anhäufung fossiler Knochen 146.
Höhlenbär 46—48, 50.
Höhlenhyäne 47, 48.
Höhlenlöwe 7, 9, 48—50, 73.
— als Jagdtier des Aurignacienmenschen 7, 9.
— Verbreitung in Rußland 73.
Höhlensandstein der Karrooformation 566.
Hohlhörner der Pikermifauna 94—105.
Holland, Mosasaurier aus der Oberkreide 309.
Holothurien 168.
Holzameisen, Fraßgänge 218.
Holzkohlen als Beweise für Waldbrände in der Miozänzeit Österreichs 246, 250.
— in den Feuerstellen bei Krems 66.
Holzmaden 242, 525—562.
Holzwespen, in den Solnhofener Schiefern 508, 516.
Homacodon vagans 276, 277.
Homacodontidae 276, 277.
Homarus vulgaris 230.
Homoeosaurus 462, 463, 467, 508, 519.
— brevipes 462, 463.
— Maximiliani 467.
Hopfenbuche 63.
Hoplophoneus primaevus 130.
Horner Becken, Austernbänke 237.
Hot Springs in Süddakota 436.
Hottentots Rivier-Farm, Kapkolonie, Pareiasaurusfund 573.
Hühner, im Miozän von Steinheim 206.
— in der Eiszeit 50.
— sexuelle Unterschiede 370.
Hühnervögel, in der Pikermifauna 138.
Huerfano-Beds 252.
Hufeisennasen, im Miozän Österreichs 198.
Huftiere, divergente Spezialisationswege des Gebisses 267.
Hummeln, als Befruchter von Alpenpflanzen 55.
Hummer 230.
Hunde, im Miozän Österreichs 199, 200.
Hundsaffe der Pikermifauna 127.
Hundsheimer Berge 166, 218.
Hyaemoschus aquaticus 192—194.
Hyaena crocuta var. spelaea 47, 48.
— eximia 133, 134.
— hipparionum 141, 143.
— striata 161.
— Vergleich mit Ictitherium 135.
Hyaenarctos atticus 135.
— Nahrungsweise 136.
Hyänen, asiatische Herkunft 59.
— Beziehungen zu den Viverravinen 289.
— Brechscherenapparat 280, 284.
— der Pikermifauna 133—135, 153, 154, 157.
Hyaenictis graeca 134, 135.
Hyaenodon 278, 282, 286.
Hyaenodontidae 278, 281—287.

Hybodus Hauffianus 555, 557, 558.
— im Wealden 390.
Hydroidpolypen 225.
Hylaeobatrachus Croyi 389, 390.
Hylaeochampsa 386.
Hylobates 200, 201.
— lar 200.
Hymenaea, in der Potomac-Flora Nordamerikas 436.
Hymenopteren aus den Solnhofener Schiefern 508, 516.
Hyopsodus paulus 290.
Hyopsodontidae 290.
Hyotherium simorrense 195.
— Soemmeringi 155, 195.
Hypacrosaurus altispinus 371.
Hyperoodon 542.
Hyperphalangie der Ichthyosaurier 540.
Hypnum aduncum 46.
— giganteum 46.
Hypohippus equinus 274.
Hyposmylus 515.
Hypsilophodon Foxi 375—378.
— sekundär arborikol 376.
Hypsodontie, Entstehung 267.
Hyrachyus agrarius 274.
— eximius 273.
Hyracidae 126.
Hyracodontinae 276.
Hyracoidea 125, 126.
Hyracotherium 188.
Hystrix primigenia 127.

Ibis, im Miozän von Steinheim 155, 206.
Ichnium lithographicum 496.
Ichthyodectidae 320.
Ichthyornis victor 328, 331, 335, 336, 494.
Ichthyosaurier 242, 533—546, 560.
— Aussterben 549—551.
— der Solnhofener Schiefer 506, 507, 543.
—-friedhof 561.
— Lage der Nasenöffnungen 420.
— Nahrungsweise 544, 561.
— vivipar 418.
Ichthyosaurus ingens 543.
— platydactylus 507.
— Schwanz als Lokomotionsorgan 308.
— trigonodon 543.
— trigonus, var. posthumus 543.
Ictidorhinus Martinsi 596.
Ictitherium, Aasfresser 135, 157.
— d'Orbignyi 134, 136, 141.
— hipparionum 134, 141.
— robustum 133, 135, 141.
— vollständige Skelette in Pikermi gefunden 150.
Ictops 289.
Idealer Anpassungstypus 284.
Idol, aus einem Mammutzahn geschnitzt 69, 70.
Igel 289, 290.
— im Miozän Österreichs 198.
Iguanide, gepanzerter 380, 282.
Iguanodon 341, 348—401.
Iguanodon bernissartensis 349—372.
— Gebißfunktion 417.
— Haut nicht gepanzert 371.
— junge Individuen unbekannt 374.
— Mantelli 349—371.
— Nahrungsweise 366, 367.
— Prestwichi 365.
Ilex glacialis 63.
— Leitpflanze der Eichenzeit 65.
Iltis 50.
Inadaptive Adaptation 269.
Indische Ströme, Zahnwale 240.
Indomalayische Fauna, hat den Charakter einer Miozänfauna bewahrt 203.
Inia 240, 542.
Innenpfeiler der Backenzähne der Equiden 114, 115.
Inneralpines Wiener Becken 218.
Innerasien, Heimat der meisten Säugetiere 278, 279.
Inoceramenschichten 227.
Inoceramus problematicus 303.
Inostranzewia Alexandri 595, 596.
Insectivora primitiva 435.
Insekten, als Befruchter der Alpenpflanzen 55.
— im Miozän Europas 207.
— aus dem Wealden 392.
— der Solnhofener Schiefer 454, 459, 463, 483, 507, 508, 509, 511—516.
— paläozoische 603.
Insektenfresser, Gebißtypus 280, 281.
— der Eiszeit 47.
— — Miozänzeit Österreichs 198.
— — Bridger Beds 258, 280, 289, 290, 291.
Insel Brioni 353.
— Busi, Kalkalgenriff 228, 229, 230.
— — Pelagosit 229.
— Pelagosa, Pelagosit 229.
— Samos, Säugetierfauna 140—146.
— Wight, Fund von Flugsauriern 387, 388, 389.
— — Fund von Hypsilophodon 375.
— — — von Polacanthus 378.
Insulinde, Faunencharakter 203.
Irland, Riesenhirsch 40, 41.
Irreversibilität der Entwicklung 115, 116, 283.
Ischyodus avitus 505, 510.
Isectolophus 273.
Isingen 526.
Island, Miozänflora 213, 215.
Isoetes 490.
Isophlebia aspasia 514.
Istrandscha-Dagh, Balkan, Rhododendron ponticum 62.

Jachenhausen, Oberpfalz 460, 487 518, 519.
Jahrestemperatur der arktischen Gebiete in der Miozänzeit 214, 215.
Jakobsmuscheln 167, 229, 230.
Jasmin 63.
John Day Formation 255.
Judendorn im Miozän der Arktis 214.
Judenfreythof bei Kuenring 237.

Judith River Beds 340.
Juncus, nordisches Element der Alpenflora 55.
Juglans acuminata 208.

Kabus, Südwestafrika, Eurydesmenschichten 564, 565.
Käfer der Solnhofener Schiefer 508, 514, 516.
Käferlarven, Fraßgänge 218.
Kämpfe bei Mosasauriern 310.
Känguruh, biped 350, 359.
— Funktion des Schwanzes 359.
— Lebensweise 376, 377, 378.
Kahlenberg bei Wien 166, 167.
Kajali in Bulgarien 264.
Kakteen 603.
Kalahari, Welwitschia 603, 604.
Kalifornien, obere Trias 306.
Kalkalgenriffe 228, 229, 230.
Kalkalpen, Bruchrand gegen das Wiener Becken 236, 246.
Kalksburg bei Wien 167, 208, 222, 243.
— angebohrte Küstenfelsen 222.
Kalligramma Haeckeli 507, 514, 515.
Kalodontidae 368.
Kaltblüter 34.
Kammuscheln 233, 242.
Kamtschatka, Miozänflora 215, 235.
Kannemeyeria simocephalus 582, 583.
Kansas, Central Great Plains 299.
Kansaskalk, Erosionsformen 303, 304, 305.
Kapkolonie, Mesosaurier 565.
Karauschen im Miozän Mitteleuropas 205.
Kargalinsk, Ural, Rhopalodon 586.
Karpathen, Ufer des Miozänmeeres 246.
Karrooformation, Gliederung 563.
Karrooschichten, Entstehung 597—604.
Kastanie, im Miozän von Nordgrönland 215.
Katzen, Beziehungen zu den Viverravinen 289.
— Brechscherenapparat 280, 284.
— der Eiszeit 48, 49, 50.
— der Pikermifauna 129—133, 154.
— der Miozänzeit Österreichs 198, 199.
Kelheim 462, 463, 466, 467, 499, 508.
—-Winzer 457, 458.
Kentrurosaurus 451.
Keßlerloch, Schweiz, Rentierdarstellung 15, 41.
Kieferzeit des Postglazials 65.
Kienberg bei Nikolsburg (Mähren), Fischfauna 232.
Kilimandscharo 213.
Kimberley, Mesosaurusfund 565.
Kindope, Ostafrika 448.
Kingsbai, Spitzbergen 214.
Kiowa shale 406.
Kiwi 494.
Kleine Karpathen, Edelkastanien 217.
Kleintierwelt der Adria 226, 227.
Klingen der Aurignacienkultur 7, 8.
Klippschiefer 125, 126.
Klippspringer 95.
Knochen, im Wealdensandstein bei Bückeburg nicht erhalten 400.
— mit Austern besetzt, aus den Tendaguruschichten 444.
Knochenfische in der Oberkreide Nordamerikas 320.
Knochenhechte in den Atlantosaurus Beds 436, 437.
Knochenkrankheiten bei miozänen Bartenwalen 239.
Knochenpfriemen des Aurignacienmenschen 7.
Knollengewächse als Nahrung von Chalicotherium 122.
Koboldmaki, biped 353.
Kobus 97.
Kolibri, Sternum 329.
Koniferen, Nahrung von Iguanodon 367.
— der Miozänzeit 208, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 244, 245, 246.
— der Solnhofener Schiefer 489, 521.
— des Wealden 393, 401.
Koniferenwälder, Aufenthaltsort von Stegosaurus 433.
Konjica, Herzegowina 179.
Konstanz in Baden 207.
Konvergente Anpassungen 52, 195, 282, 536, 537, 603.
Korallen 224, 225.
Korallenriffe des Oberjura Bayerns 457.
Korallensand 481, 482, 483.
Kormoran 331, 333, 337.
Korneuburger Senkungsfeld 166.
Krabben 230.
— miozäne 242, 243.
Krähen, sexuelle Unterschiede 370.
Krageneidechse 353.
Kranich in der Pikermifauna 138.
Kratzer der Aurignacienkultur 7, 8.
Krebse der Solnhofener Schiefer 510, 511, 512, 516, 517.
— im süddeutschen Lias sehr selten 530.
— sessil geworden 224.
Krebsscherenkalke 457.
Kreuzenstein bei Wien 166.
Kriechspuren von Würmern im Flysch 227.
Krötenechse, mexikanische 380, 382.
Krokodile der Miozänzeit Österreichs 170, 205, 206, 244.
— im Mitteleozän Nordamerikas 251, 254, 296, 298.
— aus dem Wealden 348, 372, 383, 384, 385, 386, 387, 400.
— der Atlantosaurus-Beds 436, 437, 440.
— der Tendaguruschichten 441.
— der Solnhofener Schiefer 500—503, 509, 510.
— des süddeutschen Lias 555, 556.
— Gastrolithen 320.
— Gliedmaßenstellung 416, 422.
— Lage der Nasenöffnungen 420, 422.
— Schläfengruben 323.
— verteidigen sich durch Schwanzschläge 310.

Krokodilknochen, im Wealden bei Bückeburg aufgelöst 400.
Kryptogamen 602.
Kryptokristallinische Struktur der Solnhofener Schiefer 478, 602.
Kudu, großer 99.
— kleiner 99.
Kuduantilopen 98.
Kuenring, Austernbänke 237.
Küstengerölle, angebohrte 167.
Kuhantilopen 97.
— im Unterpliozän Europas 102, 103.
Kuilspoort, Kapkolonie, Fund von Schizoneura 599.
Kukuke 370.
Kults Poort, Fund von Dicynodon Halli 579, 580, 581.

Labrax lupus 231.
Lacerta viridis, läuft zuweilen biped 353.
Lacertilier 306, 311.
— gepanzerte 379—382.
— Phalangenzahlen 361.
La Chapelle-aux-Saints, Neandertaler Mensch 71.
Lagomeryx 191.
— Meyeri 192.
Lagomys pusillus 46.
Lagopus 44.
Laimenzonen im Löß 64.
Lake Como in Wyoming 410.
La Madeleine, Dordogne, Mammutzeichnung 14, 15, 17.
Lambdotherium 271.
— priscum 259, 260.
— popoagicum 260, 264.
— progressum 260.
Lambdotheriumzone 259.
Lamna 320.
— cornubica 539.
La Mouthe, Mammutzeichnungen 13.
Lander in Wyoming 338.
Landschildkröte im Unterpliozän von Pikermi 138.
— — Miozän Österreichs 204, 205.
— — Mitteleozän Nordamerikas 251.
— der Trias, Ahnen der Seeschildkröten 321.
— Entstehung im Perm 583—585.
Landschnecken im Pikermiton 149.
Langenaltheim 455, 486, 506, 510, 511.
Laodon 435, 437.
Lappentaucher 331—334.
Laramie Plains 409.
— Range 406.
Laramieschichten 339, 341—344.
Lärche im Miozän Österreichs 208.
Lateritstaub, in die Solnhofener Lagunen eingeweht 484.
La Tène-Zeit 7.
Laterne des Aristoteles 222.
Laubbäume im Miozän von Oeningen 216.
Laufvögel, starke Entwicklung des Processus pectinealis 355.
Laugerie-Basse, Mammutdarstellung 15.
Laven der Eozänzeit Nordamerikas 253.
— des Kaplandes 566.
Lebensleere Gebiete der Alpen zur Eiszeit 52.
Leiding in Niederösterreich 188.
Leiser Berge, Niederösterreich, Austernbänke 237.
Leithagebirge 166, 167, 196, 205, 218, 241.
— Walreste aus der Miozänzeit 239.
Leithakalk, Entstehung 230.
Lena, Miozänflora 235.
Leoben, Steiermark 189, 193, 195, 199, 207.
Leontiniden 516.
Leontopodium alpinum 58, 59.
Leopard, in der Eiszeit Europas nicht sicher nachgewiesen 50.
Leopard, afrikanischer 133.
Lepidasthenia elegans 220, 221.
Lepidosauria 306.
Lepidosteus, im Mitteleozän Nordamerikas 251.
— in den Atlantosaurus Beds 436, 437.
Lepidotus elvensis 558.
— im Wealden 390.
— minor, in den Tendaguruschichten 441.
— palliatus 506, 511.
Leptauchenia Clay 257.
Leptictidae 289.
Leptictis 289.
Leptobos Falconeri 98.
Leptodactylus 354, 364.
Leptodon graecus 125, 126.
Leptolepis 453, 456, 464, 465, 486, 499.
— Bronni 559.
— im Wealden 390, 391.
Leptolepisschwärme 523.
Leptolepis sprattiformis 464, 486, 510, 520.
Lepus variabilis 44.
Liasschiefer von Holzmaden 242, 525—561.
Libellen der Solnhofener Schiefer 454, 482, 483, 513, 514.
Libocedrus 208.
— gracilis 214.
— Sabineana 214.
Liesing bei Wien, Tiefbohrung 236.
Limacodites mesozoicus 508, 516.
Limnocyon 288.
Limnohyops 263, 271, 272.
— diaconus 263.
— laticeps 263.
— Matthewi 263.
— monoconus 263.
— priscus 263.
Limnotragus 98.
Limnotragus, Zehenverlängerung infolge des Lebens in Sümpfen 99.
Limulus polyphemus 517.
— Walchi 460, 461, 512, 517.
Linde im Miozän der Arktis 214.
Lindenthaler Hyänenhöhle, Funde des Waldelchs 42.
Lippenmuskulatur der Equiden 117.

Lippenschildkröten, miozäne 204, 205, 242, 244.
Liquidambar 209.
Liriodendron 212.
Listriodon splendens 109, 110, 195, 196, 246.
Lithodomus lithophagus 219—223.
Lithoglyphus naticoides 6.
Lithophyllum cristatum 228.
— decussatum 229.
Lithothamnienriffe 228, 229, 230.
Lithothamnium ramosissimum 229, 230.
Löß, eiszeitlicher, Entstehung 26, 64, 483, 601, 602.
— verglichen mit dem Mudstone der Beaufortschichten 602.
Löwen, asiatische Herkunft 59.
Löwe, Brechscherenapparat 280.
— der Eiszeit, Steppentier 50, 68.
— greifen Nashörner und Elefanten nicht an 373.
— Vergleiche mit Machairodus 131, 132.
Logan County, Kansas 307, 315, 320.
Loligo media 532, 533.
— Pealei, in großen Mengen an die Küste geworfen 534.
Lomatopteris 489.
Lophiodontinae 274.
Lophiohyus alticeps 276.
Lopholatilus chamaeleonticeps 236, 249.
Lorbeerbäume im Miozän Österreichs 209.
Lorbeerblattspitzen der Solutreenzeit 68.
Loretto am Leithagebirge 204.
Lossiemouth, Schottland 400.
Loup-Fork-Schichten 304.
Luchs 50.
Lucina 242.
— leonina 235.
Ludien (oberstes Eozän) 256.
Lückenhaftigkeit der paläontologischen Überlieferung 305.
Lumbricaria 482.
Lumme 333.
Lungenfische 391, 392.
Lungenquallen 485, 486.
Lusafluß, Nordrußland, Funde permischer Reptilien 575.
Lutra dubia 200.
— Lorteti 200.
— Valetoni 200.
— vulgaris 549.
Lutraria oblonga 242.
Lycyaena Chaeretis 134, 141.
Lyme Regis, Plesiosaurier 554.
Lystrosaurus 576—382.
Lystrosaurus Beds 566.
— in fluviatilen Ablagerungen gefunden 602.
— latirostris 576, 579.
Lytoceras 530.
Lytoloma 319, 326.

Maare der Eifel 566.
Maasechsen 305—317.
Macchien 244.
Macelintockien im Miozän von Nordgrönland 215.
Machairodontinae der Pikermifauna 123, 129—133, 280.
— der Miozänzeit 130, 198, 199, 522.
— Brechscherenapparat 280.
Machairodus 113, 129, 130, 132, 141, 150, 154, 155, 147, 198, 199, 522.
— cultridens 129, 132.
— im Miozän von Steinheim 155, 522.
— palmidens 130.
— Schlosseri 132.
— vollständiges Skelett in Pikermi gefunden 150.
Machairoides eothen 282, 288.
Macrauchenia, Lage der Nasenöffnungen 420.
Macrorhynchus 386.
Macroscelides, geht zuweilen biped 353.
Macrotherium magnum 120, 122, 197, 198, 199.
Macruridae, im Miozän des Wiener Beckens 232, 234.
Macrurus praetrachyrhynchus 232.
— rotundatus 232.
— Trolli 232.
Madagaskar, plistozäne Halbaffen 254.
Madrid 189.
Madoqua 95.
Maestricht 306.
Maestrichtien 339.
Magdalénien, geologisches Alter 64.
Magdalénienkultur 3, 13, 14, 15, 16, 29, 32, 33, 34, 37, 38, 39, 41, 44, 46, 48, 49.
Magila 457.
Magnolien 212, 214.
Magnolie, im Miozän von Nordgrönland 215.
Maifisch, von Tintenfischen verfolgt 534.
Makrele 539.
Mammut 1—28, 36, 67, 68, 70, 86, 176, 178.
— als Jagdtier des Eiszeitmenschen 7, 8, 9, 27.
— Darstellung durch den Eiszeitmenschen 13, 14, 15, 16.
— Degeneration vor seinem Aussterben 26, 27.
— des sibirischen Landeises, Nahrungsreste 27.
— fehlerhafte Rekonstruktionen 18, 19, 20, 25, 26,
— Fell 21, 22, 23, 24, 25, 26, 36.
— Fettbuckel 13, 16, 17, 18, 27.
— Funde in Schwaben 9, 18, 19, 20, 21, 22.
— — in Sibirien 10, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 27, 28.
— geographische Verbreitung 26.
— Gliedmaßenstellung 18, 19, 20.
— Kopfhaltung 20.
— Krümmung der Stoßzähne 178.
— Lebensweise 27.
— Rassenverschiedenheiten 21.
— Rekonstruktion 3, 12, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26.

Mammut, Schädelprofil 176.
— Widerristhöhe 12.
— Zahl der Joche im letzten Molaren 86.
— zeitliche Verbreitung 26, 27.
Mammutbäume im Miozän Österreichs 246.
— — — der Arktis 214, 215.
Manidae 124, 125.
Manis, Lebensweise 382.
— javanica 382.
— pentadactyla 382.
— Temmincki 352, 382.
— tricuspis 381.
— zum Teil biped 352.
Mannersdorf im Wiener Becken 196.
Manteoceras 272.
Marchfeld 166.
Marder der Pikermifauna 137, 138, 154.
— im Miozän Österreichs 200.
Marken der Pferdemolaren 115.
Marsh Quarry, Colorado, Dinosaurierfunde 410, 411, 413, 415.
Marsupialia, nicht die Ahnen der Plazentalia 285.
Martin in Kansas 337.
Maryland, fossile Sagopalmen 439.
Mas d'Azil, Pferdedarstellung 33.
Massaisteppe 59, 213.
Mastodon angustidens 83, 84, 85, 92, 93, 155, 172, 179, 183, 244.
— americanus 83, 85, 86, 90, 266.
— arvernensis 83, 84, 85, 177, 178.
— Borsoni 82—91, 173, 178.
— dinotherioides 92.
— Erhaltungszustand in Pikermi 152.
— in Pikermi selten 153.
— latidens, Ahne der Elephas-Reihe 83.
— longirostris 82—91, 173, 177, 178.
— Pandionis 87.
— Pentelici 82—91, 141.
— productus 175, 176.
— Rekonstruktion von O. Abel 84, 172, 245.
— — — Ch. W. Andrews 173.
— — — E. Fraas 522.
— — — A. Gaudry 174, 176, 183.
— — — W. D. Matthew 86.
— — — G. Schlesinger 173, 174, 175, 176, 179.
— Stellung der Gliedmaßen 12, 183.
— tapiroides 89, 99, 172, 173, 178, 183.
Mastodonten der Pikermifauna 82—91.
— Nahrungsweise 90.
— Vergleich mit Uintatherium 181, 262.
Mattersdorf im Wiener Beken, miozäne Macruriden 234.
Mauer bei Heidelberg, Funde des Elchs 42.
— bei Wien 194, 195.
Mauersegler 504.
Maulwürfe, im Löss 46.
— im Miozän Österreichs 198.
— im Mitteleozän Nordamerikas 289.
Maus, in der Pikermifauna 127.
Mauvaises Terres 255.
Mäusedorn 63.
Mecochirus longimanus 510, 516.
Medicine Bow River, Wyoming 408, 412.
Mediterrane Flora 212.
— Florenelemente in Pikermi im Unterpliozän 139.
Medusen 168, 243.
— am Ufer des Roten Meeres von der Sonne gedörrt 475, 481.
— des Solnhofener Schiefers 454, 456, 465, 466, 480, 482, 519.
Medusenschwärme in der Adria 485, 486.
Meeralgen, grüne 225, 227, 228.
Meerbrassen 238.
Meerdattel 219, 220, 221, 222, 223.
Meereicheln 224.
Meeresfauna, miozäne des Wiener Beckens 217—243.
Meereskrokodile des oberen Jura 308, 500 bis 503, 509.
— — süddeutschen Lias 530, 537, 538, 555, 556.
Meeresschildkröten der Miozänzeit 239.
— — Oberkreide Nordamerikas 305, 320 bis 326.
— — oberen Juraformation Bayerns 498, 499, 508, 509.
Meeresströmungen, schwemmen Leichen zusammen 146.
Meeresvögel aus der Oberkreide Nordamerikas 331—337.
Meersalat 225, 227, 228.
Megaceros eurycerus 41.
— hibernicus 41, 42.
Megacerops robustus 181, 182.
Megalohyrax 126.
Megalosaurier 401.
Megalosaurus 398, 399.
— Bradleyi 373.
— Fährte 362.
— Rückenkamm 434.
Megatherium 121.
Melania strombiformis 401.
Melanopsis Bouéi 7.
— pygmaea 7.
— vindobonensis 6.
Meleda 244.
Meles maraghanus 141.
Memphis, Nilinsel mit Wüstencharakter 447.
Menacodon 435, 437.
Mendesantilopen 97.
Menodus rumelicus 263.
Mensch, biped 350.
Menschenaffen 196.
— miozäne 200, 201, 202.
Meridionale Elemente der Alpenflora 63.
Merluccius praeesculentus 232.
Merostomata 517.
Merriamia 540, 541.
Merychippus 275.
Mesaticephale Titanotheriiden 272.
Mesatirhinus 272.
Mesaxonischer Gliedmaßenbau 286.
Mesobelostomum deperditum 459, 509, 512.
Mesoblattina lithophila 512.

Mesodectes 289.
Mesodon bernissartensis 390, 391.
Mesohippus 188, 274, 275.
— celer 274.
Mesonychidae 284, 285, 286.
Mesonyx obtusidens 284, 287.
Mesopithecus pentelicus 78, 127, 128.
Mesosaurier, Verbreitung 565, 566.
Mesosaurus brasiliensis 565.
— capensis 565.
— pleurogaster 565.
— tenuidens 565.
Mesotarsus von Iguanodon 362.
Metacheiromys tatusia 290, 291, 292.
Metarctos 135.
— vollständiges Skelett in Pikermi gefunden 150.
Metarhinus 272.
Metaxytherium Petersi 240.
Metriorhynchus 308, 503, 509.
— Rekonstruktion 503.
Meulenhardt bei Daiting 455.
Microcebus, Fettaufspeicherung für den Sommerschlaf 18.
Microgomphodon eumerus 587, 592, 593.
Micromeryx 192.
Microsyopidae 293.
Mikrolithen, aus der Aurignacienstation von Krems 35.
Mimosen 118.
Minchinhampton, England 373.
Minnekahta, Süddakota 436.
Miacidae 289.
Miacis 289.
Miohippus anceps 274.
Miozäne Wale von Antwerpen 241, 242.
Miozänmeer, europäisches 247.
Missouri, Kreideschichten 300.
Mixohyrax 126.
Mixosaurus 539.
— Nordenskjöldi 543.
Modernisierung der alttertiären Säugerfaunen Nordamerikas 259.
Mödling bei Wien, miozäne Steilküste 167.
— — — Schwarzföhrenwälder 216.
— Relikte der Alpenflora 57.
Möllersdorf bei Wien 168.
Moeritherium 83.
— Gliedmaßenstellung 12.
Mörnsheim 454, 486.
Molarenbau der Equiden 113, 114, 115, 116, 117.
Molch, im Wealden Belgiens 390.
Molchtypus 548, 549.
Mollusken der Beaufortschichten 599, 601.
— der Solnhofener Schiefer 518.
Moloch horridus 379, 380, 382, 516.
Molteno Beds 566.
Molukkenkrebs 461, 512, 517.
Mondsee, Oberösterreich 227.
Monmouth County, New Jersey 314.
Monoclonius nasicornis 340, 341.
Monodon, freie Halswirbel 542.
Mons 348.
Montana, Fort Union Beds 252.
— Fund von Ankylosaurus 339.
Mont-aux-Sources, Drakenberge 566.
Montreux am Genfersee 215.
Moorhuhn 50.
Moostierchen 225.
Moropus 120, 122.
— elatus 120.
Morosaurus 412, 420, 422.
— grandis 422.
— im Wealden Europas 374.
Morrison Beds 374, 405.
— Colorado, Dinosaurierfundort 410.
Morrisonformation 406.
Mosasaurier 305—317, 346, 418, 419, 548, 549.
— Gliedmaßengelenke 419.
— Typus 548, 549.
— verheilte Knochenverletzungen 310.
— vivipar 418.
— Zahnersatz 314.
Mosasaurus 307, 309, 315.
— giganteus 310, 346.
— Lemonnieri 309.
Mosbach bei Wiesbaden, Funde von Elephas antiquus 11.
— Funde des Steppenelchs 42.
Moschognathus Whaitsi 586, 587.
Moschops 586.
Moschusböcke 95.
Moschushirsche 276.
Moschusochse, als Jagdtier des Aurignacienmenschen 7.
— im Löss Mitteleuropas 44, 45.
Moschusochsen, systematische Stellung 96.
Mossamedes 603.
Mudstone der Beaufortschichten 598.
Mumien von Trachodon 397, 398.
Mumifizierung im Bereiche von Strömen 447.
Muntjakhirsche, miozäne 155, 191, 192, 246, 522.
Murex aquitanicus 234.
— Bewohner der Schlammgründe 233.
— Laich 243.
— spinicosta 234.
Murmeltier 46.
Muscheln aus dem Miozän des Wiener Beckens 221, 222, 230, 233, 234, 235.
Muschelsandgründe der Adria 229, 230.
— des miozänen Meeres im Wiener Becken 230.
Muschelschmuck des paläolithischen Menschen 6, 7.
Musculus masseter, bei Mastodon americanus zurückgebildet 91.
— temporalis, bei Mastodon americanus sehr groß 90, 91.
Mustela erminea 50.
— Eversmanni 50.
— gamlitzensis 200.
— nivalis 50.
— palaeattica 139, 137, 141.
— Pentelici 138.
— putorius 50.

Mylodon 121.
Myogale 548.
Myogramma 466, 519.
Myodes torquatus 44, 46.
Myosotis alpestris 57.
Myoxus Zitteli 197.
Mystriosaurus 530, 556.
Myriacanthus bollensis 558.
— granulatus 557.
Myrten, im Miozän Österreichs 209.
Mystacoceten 238, 239.
— Unterschiede in der Körperform 317.
Mythologische Vorstellungen, durch Fossilfunde beeinflußt 140, 141.
Mytilus Haidingeri 235.

Nachtraubvögel 370.
Nacktschnecken, im Bereiche der Cystoseirazone lebend 225.
Nadelholzwälder der Wealdenzeit 367.
Nadelhölzer als Futterpflanzen des Wollnashorns 30.
— — Nahrungspflanzen des Mammuts 27.
— im Miozän Österreichs 208, 216, 217.
— der Solnhofener Flora 489.
Nagetiere, bipede 350, 351.
— der Eiszeit 45, 46, 50.
— — Pikermifauna 127.
— — Samosfauna 141.
— im Miozän Österreichs 197, 198.
Nakka 352.
Narcissus poeticus 63.
Narwal, freie Halswirbel 542.
Nasenöffnungen, Verschiebung nach hinten bei aquatischen Wirbeltieren 420.
Nashorn, Gliedmaßenstellung 183.
— wollhaariges 67.
Nashörner, afrikanische 118.
— Afrikas, asiatische Herkunft 59.
— als Jagdbeute des Eiszeitmenschen 7, 9, 32.
— der Bridger Beds 272—274.
— — Pikermifauna 93, 94.
— habituelle Ähnlichkeit mit Triceratops 341.
— miozäne 155, 184—187, 245, 522.
— werden nicht von Löwen angegriffen 373.
Nassa 6, 7.
Natal 566.
Natica redempta 234.
Naucoris 512.
Neaden, Entstehung der N.-Sage 140.
Neandertaler Mensch 70, 71.
Nebraska, Bad Lands 257.
— Central Great Plains 299.
Necrolemur antiquus 295.
Necrolemuridae 293, 294.
Nemorhaedus goral 96.
— raddeanus 96.
Neolithische Stationen im Alpenvorland, Steinbockreste 43.
Neopithecus Brancoi 201.
Neorhombolepis 390.
Neotraginae 95.
Neotragoceros improvisus 97.
Neotragus 95.
Nerine vulgaris 220.
Neudorf an der March 170, 200, 201, 211, 222, 223, 231, 232, 237, 239, 241.
— — — — angebohrte Küstenfelsen und Gerölle 222, 223.
— — — — miozäne Fische 231, 232.
Neuengland, Verlegung des Golfstroms (1882) 236.
Neufundländer, Beckenlumen 287.
Neukelheim 457, 458.
Neumexiko, Atlantosaurus Beds 405.
— Paleozän 252.
Neuropteris 489.
Neuseeland, Brückenechse 568.
New Bethseda, Kapkolonie, Theriodontierfund 594.
Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung 283.
Nieuwoudtville in Buschmannland, Fossilfunde 565.
Nikolsburg in Mähren 197.
Nildelta, Flächenraum 444.
Nilgau 98.
Nil, Hochwasser 396.
Nilinsel bei Memphis 447.
Nil, oberer, Landschaftscharakter 382.
— — Sumpfgebiete 256.
Nimravus gomphodus 130.
Niobrara Cretaceous 301.
Niobrarakalk 300, 301.
Niobrara River 302.
Niobraraschichten, Erosionsformen 303—305.
— geologisches Alter 339.
Nodendorf in Niederösterreich, Austernbänke 237.
Nodosaria 242.
Nodosaurinae 339.
Nomaden Sibiriens, Jagdmethoden 35.
Nomarthra 125.
Nonionina 243.
Nordamerika, Landbrücken mit Nachbarkontinenten 277, 292.
— Mammutfunde 22, 23, 26.
Nordische Elemente der Alpenflora 53—57.
— Wühlratte, im Löß 46.
Nordkanada, Miozänflora 213, 215.
Nordrußland, permische Reptilien 575, 582, 595, 596.
Nordisches Pferd 34.
Notagogus, im Wealden 390.
Notarium von Ornithodesmus 388.
— — Pteranodon 330.
Notharctidae 293, 294.
Notharctus nunienus 293.
Nothosaurus Raabi 551, 552.
Notidanus 510.
Notostylopsschichten Argentiniens 292.
Nulliporenknollen im Bereich der Muschelsandgründe 229, 230.
Nulliporenriffe 229.
Nusplingen 466, 467, 500.
Nußberg bei Wien 166.
Nußdorf in Wien, alte Meeresküste 167.
— — — gehäuftes Vorkommen von Walen und Robben 241, 535.

Nyala 98.
Nyctitherium 289.
Nymphaea arctica 214.
Nyssa im Miozän der Arktis 214.

Octopus 230.
Odonaten der Solnhofener Schiefer 454, 482, 483, 513, 514.
Odontopteris 489.
Oegopsiden 515, 518.
Öningen, Insekten 207.
— Miozänflora 213, 215—217.
Ölbaumpflanzungen bei Pikermi 76, 77.
Ölschiefer des deutschen Lias 526, 559.
Ohmden 526.
Oioceros 96.
— proaries 143, 144.
— Rothi 101, 102.
Okapia 104.
— Johnstoni 107.
Old Red Sandstone 598, 602.
Oleander in Attika 75.
Oligopleurus, im Wealden 390.
Omomys 294.
Oodectes 289.
Ophthalmosaurus icenicus 539, 541, 543.
Oppelia, aus den Solnhofener Schiefern 465, 471—473.
— steraspis, mit Brut in der Wohnkammer 472, 473.
Orada 231, 238.
Orangutan 203.
Oranje-Freistaat, Beaufortschichten 598.
Orbicularisschichten 551.
Orca gladiator 315.
Oreamnus 96.
Oreas 98.
Oreodon Clay 258.
Oreodonfauna 256.
Oreotragus 95.
Ornis von Attika im Unterpliozän 138.
Ornithischier, arborikole Ahnen 383.
— aus der Oberkreide Nordamerikas 338 bis 344.
— Beckenformen 358, 359.
— Bipedie 353, 372.
— Phalangenzahlen 361.
— Sehnenverknöcherungen 360, 361.
— Spezialisation des Gebisses 368, 369.
— von Raubdinosauriern verfolgt 428.
— zum Teil Steppentiere 382, 383.
Ornithodesmus latidens 387—389.
Ornitholestes Hermanni 434—436.
Ornithorhynchus, Stellung der Scapula verglichen mit Dicynodon 580.
Orohippus agilis 260, 273—276.
Orohippuszone 260, 274.
Orongo 95.
Orthacodus, in den Tendaguruschichten 441.
Orthogenese 268.
Orthopteren des Solnhofener Schiefers 512.
Orycteropodidae 124.
— Ursprungszentrum 164.
Orycteropus capensis 123—125, 352.
— Gaudryi 124, 141.
— Gehirntypus 125.
— Majori 143.
— Zahnbau 125.
Oryxantilopen 97.
Osmyliden, der Solnhofener Schiefer 507, 514, 515.
Ostalpen, in den östlichen Teilen zur Eiszeit unvergletschert 65.
Ostasien als Heimat des Edelweißes 59.
Ostcolorado, Atlantosaurus Beds 405.
Ostindien, Charakter der Tierwelt 213.
— permische Eiszeit 564.
— Plesiosaurierreste 554.
Ostracoteuthis speciosa 516, 518.
Ostrea congesta 302.
— crassissima 235—237.
Ostrya carpinifolia 63.
Ostsibirien, Miozänflora 215.
Otolithen 169, 231—234.
Ottakring in Wien, miozäne Seekuh 240.
— — — miozänes Nashorn 187.
Ourebia 95.
Ovibos fossilis 44.
— mackenzianus 45.
— moschatus Wardi 45.
Ovibovinae 96.
Ovicaprinae 96.
Ovis 96.
Oxyaena 278, 282.
Oxyaenidae 282, 283, 287.
Oxyrhina 320.
Oxytropis, Nahrungspflanze des Mammuts 27.

Paarhufer des Bridger Beds 258, 276—279.
Pachyacanthus Suessi 239.
Pachyhyrax 126.
Pachynolophus 188.
Pachyostose bei Pachyacanthus 239.
Pachytragus 97.
— crassicornis 143, 144.
Paeonia corallina 63.
Paidopithex rhenanus 202.
Palaeanodon ignavus 292.
— parvulus 125, 292.
Palaearctonyx 289.
Palaeictops 289.
Palaeocyparis princeps 489.
Palaeodictyoptera 603.
Palaeomastodon Beadnelli 93.
— Gliedmaßenstellung 12.
— Wintoni 92.
Palaeomeryx 155, 191, 192, 245, 522.
— Bojani 192.
— eminens 191, 192, 522.
— Kaupi 192.
Palaeonisciden, im Wealden 390, 391.
Palaeoreas 98.
— Lindermayeri 102, 141.
Palaeorycteropus Quercyi 124.
Palaeoryx 97.
— ingens 143, 144.

Palaeoryx Majori 143, 144.
— Pallasi 80, 102, 141.
— parvidens 141.
— rotundicornis 141.
— Stützeli 143, 144.
Palaeoscyllium 510.
Palaeosyopinae 271.
Pallaeosyops 263—265, 271, 272.
— Copei 263.
— fontinalis 263.
— Grangeri 263.
— humilis 263.
— Leidyi 263, 265.
— maior 263, 265.
— paludosus 263.
— robustus 263.
Palaeotragus Roueni 107, 108, 141, 143.
Paläozoische Steppen 602.
Palhyaena hipparionum 141, 143.
Palmen im Miozän von Oeningen 216.
— — — Steiermarks 216.
— in den Green River Beds 295.
Paludina fluviorum 401.
Pampaslöß, Smilodon neogaeus 129, 131.
Pampassteppen, Tod der Säugetiere in Zeiten der Dürre 157.
Panopaea Menardi 235, 242.
Panther 50, 133, 157, 288.
— in Pikermi 157.
— verglichen mit Thinocyon 288.
Pantholops Hodgsoni 95.
— hundesiensis 95.
Pantolestes 290, 291.
— Lebensweise 291, 296.
Pantolestidae, systematische Stellung 290, 291.
Papageien, keine sexuellen Größenunterschiede 370.
— im Obereozän Frankreichs 206.
Pappeln, miozäne 214—216, 245.
— im Miozän der Arktis 214, 215.
— — — von Oeningen 216.
Pappenheim 455.
Paraboselaphus 97.
Paraguay, Mesosaurier 566.
— Parallele Anpassungen 52, 332, 333.
Parana im Miozän von Oeningen 216.
Parasuchier, Lage der Nasenöffnungen 420.
Paratheria 125.
Paraxonischer Gliedmaßenbau 284.
Pareiasaurus 571—576.
— Baini 572—574.
— Beds 566.
— bombidens 572.
— Karpinskyi 575.
— Lage der Skelette im Gestein 600.
Patella granularis 228.
— von Hesperornis 332—334.
Patriocetus Ehrlichi 238, 239.
Patriofelis ferox 288.
Paurodon 435, 437.
Pecten 167, 229, 230, 233, 235, 242.
— latissimus 230, 235.
Pectunculus pilosus 235, 242.
Pectunculussande von Antwerpen, Anhäufung von Fossilresten 241, 242.
Pedetes caffer 350, 351.
Pedicularis, tertiäres Element der Alpenflora 52.
Pelagosaurus 530, 558.
Pelagosit, organischen Ursprungs 229.
Pelea 97.
Pelikane 244.
— im Miozän von Steinheim 155, 206.
Peloneustes philarchus 554.
Peltochelys Duchasteli 387.
Pelycodus 293, 294.
— frugivorus 293.
Pelycosaurier 586.
Penaeus 516.
Penas im Feuerland, Gletscher 565.
Pentacrinus 527, 530.
— an Treibholz festgewachsen 527.
Perchtoldsdorf bei Wien 167.
Perisphinctes 471—474.
— Rüppellianus 473.
Perissodaktylen der Bridger Beds 258, 260, 263—276.
Pernatherium 119.
Perodipus Ordi 350.
— Richardsoni 350.
Perras, Alabama 312.
Peterborough, Plesiosaurierreste 554.
Petricola lithophaga 220.
Petrovierovka, Rußland 190.
Pfalzpaint 455, 456, 465, 466, 480, 482, 485, 486, 490.
Pfeifenstrauch 63.
Pfeifhase 46.
Pfeilgifte 35.
Pferde, Bau der Backenzähne 270.
— der Eiszeit 7, 9, 14, 32—34, 67, 105, 117, 188.
— des nordamerikanischen Tertiärs 274 bis 276.
— der Pikermifauna 109—117.
— — Bridger Beds 260, 274—276.
— Reduktion der Seitenzehen 112, 113.
Pferdeaktinie 224.
Pferdeantilopen 95, 97, 102.
Pferdespringer 350.
Pfingstrose 63.
Pflanzennahrung, Einfluß auf die Gebißspezialisation der Huftiere 266—271.
Pflanzenreste aus dem Miozän 207—217.
— aus dem Wealden Belgiens 348, 392, 393, 401.
— aus den Solnhofener Schiefern 489, 490.
— aus dem Lias von Holzmaden 525.
— der Beaufortschichten 599.
Pfünz an der Altmühl, Römerkastell 453, 454.
Phacochoerus africanus 109.
Phalacrocorax carbo 331, 333, 337.
Phaneroptera 512.
Phascolestes 435, 438.
Phasianus Archiaci 138.
— Flügelbau 490.
Phasmoidea 459.

Phenacodontiden 271, 290.
Phenacodus primaevus 271.
Phenacops 290.
Philadelphus coronaria 63.
Phoca holitschensis 240.
— vindobonensis 240.
Phocaena, von Schwertwalen gejagt 315.
Phociden, miozäne 240.
Pholadenlöcher in den Küstenfelsen des Wiener Beckens 223.
Pholadomya alpina 242.
Pholas dactylus 219, 220.
Pholidophorus, im Wealden 390.
— im Oberjura 511.
— im deutschen Lias 559.
Pholidosauridae 386.
Pholidosaurus 386.
Pholidota 125.
Phorcynus catulinus 504, 510.
Phosphorite des Quercy 295.
Phryganaheide 75, 139.
Phrynosoma cornutum 380, 382, 516.
Phycis 234.
Physeter 538.
Phytosauriden, Lage der Nasenöffnungen 420.
Piedmont, Fischreste 437.
— Süddakota, Dinosaurierfundort 410.
Pierreschiefer 300, 301.
Pikermi, benagte und zerbissene Knochen 155, 156.
— Hergang der Katastrophe 157—160.
— katastrophaler Untergang der Fauna 146—162.
— nesterförmige Lagerung der Knochen 151—153, 156.
Pikermifauna 59, 75—165, 256, 265, 280, 398.
Pikermiformation 79.
Pikermiton, chemische Analyse 165.
— diskordant von Schottern überlagert 81.
— mechanische Analyse 165.
Pinnipedier, stammen wahrscheinlich von Caniden ab 291.
Pinus cembra 60.
— Feildeniana 214.
— halepensis 75, 77.
— Palaeo-Strobus 208.
— Partschi 208.
— polaris 214.
— silvestris 54, 64, 65.
Pisidium, im Wealden 401.
Pithecanthropus erectus, geologisches Alter, 162.
Pitten in Niederösterreich 188, 189.
Plagiaulax Dawsoni 392.
Plagiopatagium 498.
Plagiostomen der Solnhofener Schiefer 503, 504, 505, 510.
Planktontiere der Oberkreide von Kansas 337, 338, 347.
Planktontiere, schwarmweise auftretend 485, 486.
Planorbis 46.
Platecarpus 307, 309, 315.
Platecarpus abruptus 311.
— coryphaeus 307, 312.
Platanen bei Pikermi 77.
— im Miozän der Arktis 214, 215.
Platanista gangetica 542.
Plattenkalke Bayerns, kryptokristallinische Struktur 484, 602.
Plazentalier, stammen nicht von den Beuteltieren ab 285.
Plecanium 243.
Plesiaddax 97.
Plesictis leobensis 200.
Plesiosauria 552.
Plesiosaurier, Aussterben 549, 550, 551.
— Lebensweise 555.
— der Solnhofener Schiefer 507.
— des süddeutschen Lias 546—555.
— in der Oberkreide Nordamerikas 305, 310.
Plesiosaurus dolichodeirus 554.
— Guilelmi imperatoris 552, 553.
Plesioteuthis prisca 518.
Pleuronectidae, im Miozän des Wiener Beckens 232.
Pleuropholis, im Wealden 390.
Pleurosaurus Goldfussi 507, 508.
Pleurotoma 233, 234.
— granulatocincta 234.
Pliohippus 274, 275.
— pernix 274.
Pliohyrax graecus 125, 126, 142.
Pliopithecus antiquus 200, 201.
Plioplatecarpus 307, 309, 310.
— Marshi 310.
Podicipidae 331—334.
Podogonien, im Miozän von Oeningen 216.
Polacanthus Foxi 378, 379, 380, 381, 382, 383.
— vielleicht Termitenfresser 516.
Polarfuchs 48.
Poller, norwegische 531, 533.
Polycotylus 317, 318, 319, 320, 553.
Polydaktylie der Ichthyosaurier 540.
Polydora 220.
Polygonum viviparum 53, 57.
Polymorphina 243.
Polyp, achtarmiger 230.
Polyphem, Entstehung der Sage 141.
Polyprotodontier 435.
Polystomella 242.
Pompeji, vulkanische Katastrophe 145, 162.
Pontische Flora 66.
Pontoporia 240.
— Blainvillei 537, 542.
Pontosaurus 307.
Populus tremula 54, 64, 65.
Porphyra leucosticta 226.
Port Augusta am Spencer Golf, Moloch horridus 379.
Porta hungarica 166.
Portheus molossus 320.
Porthochelys 323.
Posidonienschiefer 227.
Posidonomya Bronni 526, 530.
Posidonomyenschiefer 526.

Postglazialzeit 64, 65.
Potamogale 548.
Potamogeton Nordenskjöldi 214.
Potentilla micrantha 63.
— nitida 51.
Potomacflora 436.
Potomacschichten 393.
Pottwal 538.
Powder River, Dinosaurierfunde 410.
Priacodon 435, 438.
Priapus equinus 224.
Primaten, bipede 353.
— der Bridger Beds 258, 293, 294.
— Entstehungszentrum in Innerasien 279.
Primeln 246.
— der Hochalpen, Tertiärrelikte 51, 52, 212.
Primigeniusrasse des Hausrindes, Abstammung 35, 37.
Primula auricula 57, 58.
— Clusiana 51, 58.
— farinosa 57.
Pristiurus 510.
Proavis 383.
Proboscidia, Verhältnis zwischen Hand und und Fuß 179—183.
Proboscidier, Luftzellen im Schädeldach 20.
— Sohlenpolster 381.
— Stellung der Arme und Beine 12.
Procalosoma minor 508.
Procameluszone 274.
Procavia capensis 126.
— shoana 126.
— syriaca 126.
Procervus variabilis 190.
Processus pectinealis 354.
— pseudopectinealis 357, 358.
Procolophon Beds 566.
— Lage eines Skelettes im Gestein 600, 601.
Prodamaliscus 97.
— gracilidens 143, 144.
Prohirmoneura jurassica 516.
Proleptobos birmanicus 98.
Promephitis Larteti 137, 138, 141.
Propatagium 498.
Prosopon 457.
Prostrepsiceros 98.
Protetraceros 97.
Proteus 308.
Protoceras-Sandstein 257, 258.
Protoryx 97.
— Carolinae 102, 141, 144.
— Gaudryi 141.
— Hentscheli 143, 144.
— Hippolite 141.
— longiceps 141.
Protosphargis 499.
— veronensis 325, 326.
Protostega Copei 319, 320, 322, 323.
Protragelaphus 98.
— Skouzèsi 102, 104.
— Zitteli 143, 144.
Protragoceros Chantrei 194, 195.
Protungulaten 125, 271.
Předmost, Funde des Waldelchs 42.
— Mammutdarstellung 16, 17.
— Mammutfunde 12.
Przewalskipferd 32—34.
Psephophorus polygonus 239.
Pseudaelurus 155.
Pseudocreodi 280.
Pseudocyon bohemicus 199.
— sansaniensis 199.
Pseudomorphosen der Mumien von Trachodon 397, 398.
Pseudotraginae 97, 193, 194.
Pseudotragus 97.
— capricornis 142, 144.
Psittacus Verreauxi 206.
Pteranodon 305, 326, 327—331, 388, 389.
— ingens 326, 327.
Pterodactyloidea 329, 497.
— aus dem Wealden 387—389.
Pterodactylus 493, 494, 497—505.
— Kochi 461.
— longicollum 500.
— spectabilis 493, 500.
Pterodon 287.
Pterophyllum 393.
— Lyellianum 401.
Pterosaurier des Wealden 387—389.
Pterosaurierknochen, in der Magengegend eines Plesiosauriers gefunden 319.
Ptychodus 320.
Ptycholepis 558.
Puerco Beds 252.
Puma 130.
Pycnodontidae des Wealden 391.
Pycnophlebia speciosa 512.
Pygostyl 494.
Pyrenäen, Funde miozäner Menschenaffen 201, 202.
Pyrula rustica 234.

Quathlambaberge 566.
Quercus robur 65.
Quercy, Phosphoritfauna 295.
Quinqueloculina 242.
Quinter in Kansas 337.

Racken, miozäne 249.
— sexuelle Unterschiede 370.
Radoboj in Kroatien 207.
Rallen im Miozän von Steinheim 206.
Rancho La Brea 452.
Rangifer tarandus, s. Rentier.
Ranunculus acer, Nahrungspflanze des Mammuts 27.
— alpestris 51.
— glacialis 55.
Raphiceros 95.
Raubbeutler 435.
Raubdinosaurier, Bißspuren am Knochen 407.
— der oberen Kreidezeit 344.
— — Wealdenzeit 372, 373, 374.
— — Atlantosaurus Beds 434.
— — Tendaguruschichten 443, 448.

Raubschnecken, bohren Löcher in Muschelschalen und Schneckenschalen 169.
Raubtiere der Eiszeit 47—50.
— — Pikermifauna 129—138, 157.
— in der Samosfauna 141—143.
— im Miozän Österreichs 198—200.
— an der miozänen Oase von Steinheim 155.
— der Bridger Beds 258, 278—289.
— Entstehungszentrum in Innerasien 279.
Rauchstallbrunngraben bei Wien 167, 230.
Rax, Flora 55, 217.
— miozäne Vegetation 246.
Raymonden, Dordogne, Mammutdarstellung 16.
Reaktion auf die Reize der Umwelt 268—271.
Rebhuhn, Sternum 329.
Red Beds von Texas 563, 566.
— Fork, Dinosaurierfunde 410.
Redunca 97.
Reh, Lebensweise 189.
— im Unterpliozän von Pikermi 103.
Reiher im Miozän von Steinheim 155, 206.
Reißzähne 280, 297.
Reliktformen 550.
Rentier 14, 15, 34, 35, 41, 44, 70, 159.
Rentierdarstellungen durch den Magdalénienmenschen 14, 15, 34, 41.
Rentier, Jagdtier des Aurignacienmenschen 35.
Rentiere, von Wölfen gejagt 159.
Repovica, Herzegowina 179.
Reptantia 517.
Reptilien der permischen Beaufortschichten der Karroo 567—607.
Reptilreste der Karrooschichten, Erhaltungszustand 600, 601.
Rhachitomi 568.
Rhamphorhynchoidea 389, 497.
Rhamphorhynchus 454, 495—506.
— Gemmingi 495—497, 506.
Rhea americana 354.
Rhineastes 251.
Rhinoceros aurelianensis 186.
— austriacus 186.
— Goldfussi 186.
Rhinocerotiden, Bau der Backenzähne 185, 270.
— der Eiszeit 28—32, 67.
— — Pikermifauna 93, 94.
— — Miozänzeit Europas 184—187, 245, 522.
— — Bridger Beds 272—276.
— Erhaltungszustand in Pikermi 150.
Rhinocerotinae 276.
Rhinolophinae 198.
Rhinolophus Schlosseri 198.
Rhizostomites 519.
Rhododendren, Tertiärrelikte 212.
Rhododendron hirsutum 61.
— ferrugineum 61.
— ponticum 62.
— retusum 62.
Rhodothamnus Chamaecistus 61.
Rhopalodon 586.
Rhynchocephalen der Solnhofener Schiefer 462, 463, 467, 507, 508.
— phylogenetische Stellung 568.
— Schläfengruben 323.
Rhynchops 502—505.
Rhynchoten 512.
Rhytina Stelleri, Vergleich mit Lystrosaurus 576, 577.
Riedböcke 97.
Riedgräser im Miozän Spitzbergens 214.
Riese von Krems 1, 2.
Riesenaustern im Miozän Österreichs 235, 236, 237.
— in der Oberkreide von Kansas 302.
Riesenhirsch, Aussterben 42.
— europäischer 41, 70, 73.
— irischer 40, 41.
Riesensagen, Grundlagen 1—3, 140, 141.
Riffbauten in der Adria 228—230.
Riffkorallen des Oberjura Bayerns 457.
— frühere und jetzige Verbreitung 550, 552.
— lebensnotwendige Temperatur 228.
Rinder, sehr spät aus Asien ausgewandert 97, 98.
Rio de La Plata, Flußdelphin 240, 537.
Rippelmarken in den Atlantosaurus Beds 407.
Robben im Miozän Europas 240.
— ähnliche Lebensweise wie die Plesiosaurier 555.
— Gastrolithen 320.
— stammen wahrscheinlich von Caniden ab 291.
Robinien im Miozän von Oeningen 216.
Robinsons Ranch, Logan County 320.
Roche Plate, Mammutdarstellung 16.
Rocky Mountains 301, 405.
Rodaun bei Wien 167.
Röhrenwürmer 225, 228.
— in fremden Bohrlöchern angesiedelt 219.
Rötelknollen in der paläolithischen Kulturschichte von Krems 7, 69.
Rohrwald bei Wien 166.
Rosa alpina 58.
Rotalgen 229.
Rotangpalmen im Miozän von Oeningen 216.
Rote Schichten Attikas 79.
Rotziesel 67.
Rubus saxatilis 57.
Rüdersdorf bei Berlin 550.
Rüsseltiere, Verhältnis zwischen Hand und Fuß 179—183.
Rupicaprinae 96.
Ruscus hypoglossum 63.

Saccocoma 453, 464, 517, 518.
— pectinata 464.
— Schwertschlageri 464.
— tenella 517.
Sachalin, Miozänflora 215.
Sackgassen der Entwicklung 268—271.
Säbelantilopen 97.
Säbelzahntiger s. Machairodus.

Säugetiere der Atlantosaurus Beds 435—437.
Säugetiere der Oberjurazeit 519, 520.
Säugetierfauna Nordamerikas, Modernisierung nach dem Obereozän 259.
Säugetierrest aus dem Wealden 392.
Saghatheriidae 126.
Saghatherium 126.
Sagopalme der Potomacflora 439.
Saigaantilopen 95, 96, 105.
St.-Barbe-Grube in Bernissart 348.
St. Gérand le Puy 206.
St. Gaudens, Haute Garonne 202.
Sakralgehirn 431.
Salamander, aus dem Wealden Belgiens 348, 389, 390.
Salmendingen, Bohnerze 196, 201.
Salt Range, Eurydesmenschichten 565.
Salzburger Vorland, Vegetationsverhältnisse in der Eiszeit 57.
Salzflechte 229.
Samland, Bernstein 452.
Samos, Unterpliozänfauna 103, 140—146.
— katastrophaler Untergang der Fauna 145, 146, 160.
Samotherium 107.
— Boissieri 141, 143.
Sandberg bei Theben an der Donau 223.
Sandwichinseln, Brutstätten der Albatrosse 336.
San Juan Basin, Neumexiko 266.
St. James in Nebraska, Kreideschichten 300.
St. Paul, Pelagosit 229.
Sannoisien (unteres Oligozän) 256.
Sansan, Frankreich 192.
Santa Cruz in Patagonien, katastrophaler Untergang der Tertiärfauna 162.
São Paulo, Mesosaurier 565.
Sapindopsis 436.
Sapindus, im Miozän Österreichs 210.
— in der Potomacflora 436.
Sargassum linifolium 226, 227.
Sargus Rondeletii 231.
Sarmatisches Meer 247.
Sassafras im Miozän von Nordgrönland 215.
— in der Potomac-Flora 436.
Saurolophus Osborni 371.
Sauropoden, Aufenthaltsort 419.
— Aussterben 550.
— im Wealden Europas 374, 401.
— Ostafrikas 424—426, 440—449.
— sekundär zu Sumpfbewohnern geworden 383.
Saxicava arctica 220.
Saxifraga 52, 55.
— aizoides 55.
— aizoon 57.
— cernua 53, 55.
— stellaris 55.
Scaphites, in der Magengegend eines Plesiosauriers gefunden 319.
Scaphopoden 233.
Schafe, im Unterpliozän Griechenlands 102.
Schakal, Vergleich mit Simocyon 136.
Schansi, China 189.
Scharrvögel, großer Acetabularabstand 356.
Schelmenhöhle bei Baden in Niederösterreich 222.
Scherenschnabel 502—505.
Schieferfleins 526.
Schiffsbohrwurm 222, 242.
Schildkröten, Abstammung 583—585.
— Ähnlichkeit der Schnabelform mit den Dicynodontiern 576.
Schildkröte der Pikermifauna 138.
Schildkröten, miozäne 170, 204, 205.
— im Mitteleozän Nordamerikas 251, 254, 296.
— der Oberkreide Nordamerikas 306.
— aus dem Wealden 348, 386, 387.
— der Atlantosaurus Beds 438.
— langsymphysige, sind Muschelfresser 319.
— ursprünglich grabende Landtiere 585.
— Vergleich des Zungenbeinapparates mit Udenodon 579.
Schilfabdrücke in den Solnhofener Schiefern 490.
Schilf, im Miozän der Arktis 214.
Schizoneura 599.
Schizotherium 119, 122.
Schlammgründe der Adria 233.
Schlangen 306, 313.
Schlankaffen 196.
— gehen zuweilen biped 353.
Schleien, im Miozän Europas 205.
Schliefberg bei Wien 166.
Schmetterlinge, als Befruchter von Alpenpflanzen 55.
— des oberen Jura, besitzen keine Apparate zum Honigsaugen 516.
— der Solnhofener Schiefer 508, 516.
Schnaitheim, Diagonalschichtung im Oolith 481, 482.
Schnecken aus dem Miozän des Wiener Beckens 233, 234.
— sessile 228.
Schneckengehäuse als Schmuck des paläolithischen Menschen 6, 7.
Schneeballstrauch im Miozän der Arktis 214.
Schneeberg bei Wien, Flora 55, 56, 217.
— Lebensbild aus der Miozänzeit 246, 247.
Schneegrenze der Alpen in der Miozänzeit 213.
Schneehase 44.
— als Jagdtier des Aurignacienmenschen 7.
Schneehuhn, 7, 44, 66.
— als Jagdtier des Aurignacienmenschen 7.
Schneeziege, nordamerikanische 96.
Schoferhöhle (= Tischoferhöhle) 50.
Schopfantilopen 97.
Schorre 224.
Schottland, Erhaltungszustand der Knochen bei Elgin 400.
Schönegg bei Wies in Steiermark, Miozänflora 249.
Schriftbarsch 231.
Schulterbecken von Pteranodon 330.
Schulterhöhe, Vergleich bei verschiedenen Elefanten 12.
Schultersakrum 388.

Schuppentiere 124, 125.
Schuppentier, javanisches 352.
Schuppentiere, Lebensweise 382.
— zum Teil biped 352.
Schwaben, Mammutfunde s. Steinheim a. d. Murr.
Schwan, Zehenlängen 333.
Schwarzes Meer, Grundablagerungen 531.
Schwarzföhren bei Wien, sind Tertiärrelikte 216.
Schwedenkämpfe bei Krems 1645 (Mammutfunde) 1, 2.
Schwefelbakterien 531.
Schweine, Gebißtypus 277.
— der Pikermifauna 108—110, 148, 152, 153, 156.
— miozäne 195, 246.
Schweiz, Jahrestemperatur in der Miozänzeit 215.
Schwertlilien 214.
Schwertwal 315.
Schwimmvögel, starke Entwicklung des Processus pectinealis 355.
Sciurus gibberosus 197.
— göriachensis 197.
Scolopendrium officinarum 58.
Scomber 539.
Scopelidae, im Miozän des Wiener Beckens 232, 234.
Scopelus splendidus 232.
Sculda 517.
Scutella 242, 243.
— vindobonensis 243.
Scylacosaurus Sclateri 589—591.
Scymnognathus angusticeps 594, 596.
Seaforthia Mellingeri 216.
Seeanemonen 224, 225.
— bisher fossil unbekannt 225.
Seegrasschiefer des Lias 525, 526.
Seegraswiesen, Fauna 233.
— sarmatische 240.
Seehunde, von Schwertwalen gejagt 315.
Seeigel der Schlammgründe 233.
— im Miozän des Wiener Beckens 237, 242, 243.
— vermögen Granit anzubohren 220, 221.
Seekatzen der Solnhofener Schiefer 505, 510.
— des deutschen Lias 556, 558.
Seeknödel 243.
Seekühe 239, 240, 243.
— Lage der Nasenöffnungen 420.
— Vergleich mit Lystrosaurus 576, 577.
Seeotter 549.
Seerosen im Miozän der Arktis 214.
Seeschildkröten des Miozänmeeres 238, 239.
— der Oberkreide Nordamerikas 305, 320—326.
— Gliedmaßengelenke 419.
Seetaucher 334, 337.
Segelvögel, verglichen mit Rhamphorhynchus 502.
Seggen im Miozän der Arktis 214.
Sehnenverknöcherung bei Ornithischiern 360, 361.
Seifenbäume im Miozän von Oeningen 216.
Seifenbaum, in der Potomacflora 436.
Seissans bei Simorre 173, 174.
Semionotidae des Wealden 391.
Semionotus capensis 599.
Semnopithecidae 196.
Senon 339.
Septarienton von Bernburg 7.
Sequoia Langsdorfi 208.
— lebend in Nordamerika 212.
Sequoien im Miozän Österreichs 246.
— im Miozän von Nordgrönland 215.
— im Wealden 393.
Serpentarius, sexuelle Unterschiede 370.
Serpula 228.
Serranus scriba 231.
Sesamodon Browni 590, 591.
Sexuelle Unterschiede bei Uintatherium 262.
Seymouria baylorensis 569, 570, 571.
Shasta County 306.
Sheep Creek, Wyoming, Dinosaurierfundort 410, 411.
Sheridan, Gips im Niobrarakalk 303.
Sibbaldia procumbens 55.
Sibirien, gefrorene Leichen eiszeitlicher Säugetiere 10, 21, 22, 23, 24, 28, 29, 30, 452.
Siebenschläfer, im Miozän Österreichs 197.
Silberwurz 53, 54, s. Dryas octopetala.
Silene acaulis f. longiscapa 58.
Silices aus der Aurignacienzeit 4, 6, 7, 8, 9.
Simocyon primigenius 135, 136, 137.
— vollständiges Skelett in Pikermi gefunden 150.
Simonova in Ostsibirien, Miozänflora 215.
Simorre 173, 174.
Singvögel 370.
— miozäne 249.
Singzikaden, im Miozän Europas 207.
Sinopa rapax 281, 282, 286.
Sioux County, Nebraska 257.
Sirenen, Lage der Nasenöffnungen 420.
— miozäne 239, 240, 243.
— Vergleich mit Lystrosaurus 576, 577.
Sitka, Miozänflora 235.
Sivatheriinae 108.
Sivatherium giganteum 108.
Sizilien, Zwergelefanten 141.
Skifahrerbrüche 159.
Skorpion, lebend in Krems an der Donau 66.
Skorpione, paläozoische 603.
Smaragdeidechse, läuft zuweilen biped 353.
Smilodon 129—132.
— californicus 129, 130.
— neogaeus 129, 131.
— Schädelmuskulatur 132.
Sminthus vagus 46.
Smoky Hill River 338.
Soldanellen, Tertiärrelikte 52, 212.
Solea subvulgaris 232.
Solnhofener Schiefer 452—525.
— — Analysen 478.
— — äolischen Ursprungs 480—484.

Solnhofener Schiefer, Flora 489, 490.
— — kryptokristallinische Struktur 484, 602.
— — stellenweise rot gefärbt 484.
— — Trockenrisse 476.
— — Zeitdauer ihrer Ablagerung 469, 470, 471, 473, 474, 475, 476, 477, 485, 486.
Solutréenkultur 3, 67, 68, 70.
Solutré, Wisentknochen in großer Zahl gefunden 40.
Sommerschlaf madagassischer Halbaffen 17.
Sonnenrose 224.
Soos bei Wien 167, 168.
Sorex styriacus 198.
— vulgaris 46.
Spanische Minen in Ostwyoming, Fundort von Dinosauriern 410.
Sparganien 214.
Spariden im Miozän des Wiener Beckens 232, 238.
Spathobatis mirabilis 465.
Spatium interosseum bei arborikolen Beuteltieren 378.
Spechte, miozäne 249.
Speik, echter, tertiäres Element der Alpenflora 52.
Spencer Golf, Moloch horridus 379.
Spermophilus guttatus 46.
Sperrhöcker in den Mastodonmolaren 89.
Sphenodon 463, 568.
Sphenodus 510.
Sphenopteris 489.
Spießergeweih 192.
Spinnen, der Solnhofener Schiefer 459.
Spinosaurus, hoher Rückenkamm 434.
Spionidae 221.
Spirorbis 226.
Spitzbergen, Miozänflora 213, 214.
Spitzklingen aus der Aurignacienstation von Krems 35.
Spitzmaus, im Löß 46.
— im Miozän Österreichs 198.
Spitzmäuse 46, 198, 289, 392.
Spondylus crassicostatus 235.
Spongien, in Felsen bohrend 218, 219, 223.
Spratzlöcher in den Solnhofener Schiefern 468, 469.
Springbock, gesellige Lebensweise 99.
Springmäuse, Funktion des Schwanzes 359.
Springmaus, ägyptische 350.
Squaloceten, Unterschiede in der Körperform 317.
Squaloraja polyspondyla 557.
Squamata 306.
Squatina minor 503, 510.
Stachelschwein der Pikermifauna 127.
Stagonolepis-Sandstein 400.
Stampien (Mitteloligozän) 256.
Stechpalmen im Miozän Österreichs 209.
— im Miozän von Oeningen 216.
Stegocephalen 567, 568, 569, 570, 571, 573, 588, 600, 601, 602.
— der permischen Ablagerungen der Karroo 567.
Stegocephalen, Phalangenzahlen 361.
Stegoceras 380.
Stegopelta 338, 339, 380.
Stegosauridae 383.
Stegosaurus, Aufenthaltsort 433.
— Bau des Hinterfußes 432.
— Beckenform 358.
— Nahrungsweise 430, 431.
— Rückenpanzer aus einer Doppelreihe von Platten gebildet 427, 432.
— sekundär quadruped 357, 383, 432, 433.
— stenops 428, 430.
— sulcatus 431, 432.
— ungulatus 380, 427.
— Vorkommen und Erhaltungszustand 407, 410, 412, 413, 428—430.
Steiermark, Miozänflora 170.
Steinabrunn bei Nikolsburg (Mähren), Fischfauna 232.
Steinbock, als Jagdtier des Aurignacienmenschen 7.
— Beutetier des Höhlenbären 43.
Steinbrech 52, 55.
Steinheim an der Murr, Mammutfund 10, 12, 18—22.
— in Württemberg 155, 187, 191—193, 196, 205, 206, 521, 522.
— — — Freßplatz miozäner Raubtiere 155.
Steinkerne mit Hochglanz 169.
Steißfüße 331—334.
Steneofiber Jaegeri 197.
— minutus 197.
Stenodelphis Blainvillei 240, 537, 542.
Stenopterygius 535, 536, 538, 540.
— acutirostris 536, 541.
— quadriscissus 535, 541, 543—546.
— spec. 538.
Stenosmylus 515.
Stephanosperma 603.
Steppe, Heimat der Dinosaurier und Ornithischier 383.
Steppenbrände, Verhalten der Tierwelt 159, 160.
Steppendinosaurier der Tithonzeit Bayerns 519.
Steppenelch 42.
Steppenelefanten der Eiszeit 26, 27.
Steppenfauna des Leptauchenia-Clay 257.
— eiszeitliche, Herkunft aus Asien 59.
Steppenflora der permischen Karroolandschaft 602—604.
Steppenheuschrecken in den Solnhofener Schiefern 512, 519.
Steppenkatze 50.
Steppenmurmeltier 46.
Steppennashorn der Eiszeit 28—32.
Steppenpferde 116, 117.
— der Eiszeit 34.
Steppenpflanzen, Nahrung des Mammuts 27.
Steppenschuppentier 382.
Steppenspringer 47.
Steppensteinbock 43.
Sterbeplätze 146.
Stereosternum tumidum 565.

Sternum der Vögel 329.
Sternwurm 220, 221.
Steyrgletscher, Ausdehnung 65.
Stinksteine des deutschen Lias 526.
Stinktier der Pikermifauna 138.
Stipa 63.
Stirpivorie der Ichthyosaurier 544.
Stomatopoden 517.
Stormbergschichten 563.
— geologisches Alter 567.
Störche, im Miozän von Steinheim 206.
— sexuelle Unterschiede 370.
Strandföhrenwälder in Attika 75.
Strauß, afrikanischer, Schwanzwirbel frei 494.
— — Tarsus 361, 362.
— amerikanischer 354.
Strauße, im Unterpliozän von Samos 138.
— sexuelle Unterschiede 370.
Strepsiceros 98.
— imberbis 99.
— strepsiceros 99.
Strombus 292.
— coronatus 234.
Strongylocentrotus lividus, bohrt in Granit 221, 222.
Struthio camelus, Schwanzwirbel frei 494.
— — Tarsus 361, 362.
Struthiomimus 339, 340.
Struthiosaurus 379—381.
Stufenreihe der Tertiärpferde 188.
Stummelaffen, gehen zuweilen biped 353.
Stumpfnashorn, Kopfhaltung 30, 31.
Sturmvögel, sexuelle Unterschiede 370.
Stylacodon 435.
Stylodon 435, 437.
Suiden der Pikermifauna 108—110.
Suider Molarentypus bei Mastodonten 89, 178.
Sukkulenten, für die permische Flora Südafrikas anzunehmen 577, 602.
Sumatranashorn 93.
Sumpfböcke 98.
Sumpfbiber 197.
Sumpfschildkröten 321.
Sumpfvögel im Unterpliozän Attikas 138.
— miozäne 249.
— aus der Oberkreide Nordamerikas 337.
Sumpfzypressen im Miozän von Grinelland 213.
— — Tertiär Österreichs 208—210.
Sus scrofa 109, 110, 195.
— erymanthius 80, 109, 110, 142.
Südamerika, tertiäre Säugetierfauna 123.
Südbrasilien, Mesosaurier 566.
Süddakota, Bad Lands 256—258.
— Central Great Plains 299.
Süd-Montana, Atlantosaurus Beds 405.
Südosttransvaal, Gletscherschiffe aus der Permzeit 564.
Südostwyoming, Atlantosaurus Beds 405.
Süßenborn, Funde des Steppenelches 42.
Süßwasserkrokodile aus den Solnhofener Schiefern 510.
Süßwasserschichten des Bridger Basin in Wyoming 254, 255.
Süßwasserschnecken im Pikermiton 149.
Swamps in Virginien 211, 212.
Symphiten, aus den Solnhofener Schiefern 508, 516.
Synoplotherium vorax 284, 285, 287.

Taeniodonta 125.
Tafelberg des Kaplandes 566.
Tafelfleins 526.
Tagraubvögel der Eiszeit 51.
— sexuelle Unterschiede 370.
Takin 96.
Talchir Beds 564.
Talpa europaea 46.
— minuta 198.
Talpiden aus dem Mitteleozän Nordamerikas 289.
Talscherschichten 564.
Tamboer Fontein, Bradysaurusfund 572.
Tangwälder im deutschen Liasmeer 526.
Tannen der Eiszeit 51.
— im Miozän der Arktis 214.
Tapinocephalus 586, 587.
— Atherstoni 587.
Tapire, miozäne 187, 188, 213, 245.
— der Bridger Beds 273, 274.
— Vergleich mit Listriodon 195.
— — — Mastodon angustidens 177, 183.
— — — den Titanotherien 271.
Tapirinae 274.
Tapiroider Mahlzahntypus bei Mastodonten 90, 178.
Tapirus helveticus 187.
— Telleri 187.
Tarpan 33.
Tarsius spectrum 353.
Tarsometatarsus 362.
Tarsophlebia eximia 514.
Taschenspringmaus, nordamerikanische 350.
Tasmanien, Eurydesmenschichten 564, 565.
Taube, Sternum 329.
Tauben 370.
Taurotragus 98.
Tausendfüßler, paläozoische 603.
Taxaceen des Solnhofener Schiefers 489, 499.
Taxodiaceen im Miozän Österreichs 208.
Taxodien im Miozän von Nordgrönland 215.
Taxodium distichum 209—211, 213.
Teichmuscheln im Mitteleozän Nordamerikas 254.
Teleoceras 186.
Teleosaurier des süddeutschen Lias 555, 556.
Tellina 242.
Telmatherium 272.
— cultridens 263.
— ultimum 263, 265.
— validum 263.
— vallidens 263.
Temnospondyle Stegocephalen 571.
Tendaguruschichten 424—426, 440—449.
Terebra fuscata 234.
Teredo navalis 222, 242.
Termiten, Nahrung von Orycteropus 123.

Termiten im Miozän 207.
— in den Solnhofener Schiefern gefunden 516.
— vielleicht Nahrung von Polacanthus 516.
Tertiärrelikte in der österreichischen Flora 52, 216.
Testudo 138, 321, 205, 586.
— kalksburgensis 205.
— Leithii 205.
— marmorum 138.
— praeceps 205.
Tetonius homunculus 294.
Tetraclaenodon puercensis 266.
Texas, Seymouria 570.
— Trimerorhachis 569.
Thalassemydidae 386, 387.
Thalassemys marina 322, 498, 499, 509.
Thalattosaurus Alexandrae 306.
Thalattosuchia 500—503, 509, 510.
Thaumatosaurus indicus 554.
Thaumatosaurus Victor 547, 548, 553—555.
Theben bei Wien 166.
Thebener Kobel 166, 167, 222, 223.
Thekale Panzerbildungen der Schildkröten 323.
Thelepus 220, 221.
Theriodontier 587—596.
— scheinen keine Aasfresser gewesen zu sein 595.
Therme von Steinheim 155.
Therocephalier 588, 589.
Theropoden, Beckenbau 358, 359.
— der Wealdenzeit 372—374.
— Fährten 361.
Thescelosaurus 358.
Thinocyon 288.
Thunfisch 539.
Thur 36.
Thymian, Nahrung des Mammuts 27.
Thynnus 539.
Tibiotarsus der Vögel und Ornithischier 362.
Ticholeptus Beds 178.
Ticholeptuszone 274.
Tiefseefische 234, 235.
Tiefseefischfauna der Gegenwart, moderner Charakter 236.
Tiefsee, Neubesiedlung nach der Eiszeit 235.
Tiefseetemperatur, im Miozän höher als jetzt 235, 236.
Tigerpferde 109, 110, 117, 118.
Tiger, säbelzähniger, in der Pikermifauna 129—132.
Tillit 563, 601.
Tillotheriidae 291.
Tillotherium fodiens 291.
— hyracoides 291.
— latidens 291.
Tinodon 435, 437.
Tintenfische 168.
— der Solnhofener Schiefer 462, 468.
— — — — mit erhaltenem Tintenbeutel 514, 518.
— des süddeutschen Lias 530.
Titanen, Entstehung der Sagen von ihnen 140.
Titanoides 271, 297.
Titanotherien der Bridger Beds 258, 260, 263—274.
Titanotheriiden 181.
Titanotherium 264, 266, 270.
— bohemicum 264.
— ingens 270.
— Prouti 266.
Titanotherium-Zone 256, 274.
Toadstool Park 257.
Todeskampf fossiler Tiere, Spuren desselben in den Solnhofener Schiefern 462—465, 508, 510, 513, 518.
— von Trachyteuthis 462, 468, 518.
Tomistoma eggenburgensis 206.
Tongrien (Unteroligozän) 256.
Torfmoore Irlands, Fundstätte von Riesenhirschskeletten 41.
Torosaurus 340.
Torrejon Beds 252.
Totenkopf an der Donau 166.
Tournai 348.
Towson, Maryland 179.
Toxochelys Bauri 320—325.
Trachodon annectens 338, 342, 343, 358, 364, 365, 371, 343, 397, 398, 417, 447.
— Anpassungen an das Wasserleben 343.
Gebißfunktion 417.
Trachyteuthis hastiformis 462, 468, 484, 487, 513, 518.
Trägheitsprinzip, biologisches 268.
Tränkplätze in Afrika, Anhäufungen von Knochen 154, 157.
Tragelaphinae 98.
Tragelaphinen, bewohnen vorzugsweise Sumpfwälder 99.
Tragelaphus 98.
Tragoceros 97, 101, 141, 143, 144, 150.
— Amalthea 101, 141.
— rugosifrons 143, 144.
— Valenciennesi 141.
— in Pikermi haufenweise auftretend 150.
Tragoreas 97.
— oryxoides 143, 144.
Trampeltier, Fetthöckerbildung 17.
— Verfilzung des Fells 27.
Transvaal, permische Gletscher 564.
Trappen, miozäne 249.
Treibhölzer im Miozän des Wiener Beckens 242.
— — — von Banksland 235.
— in den Tendaguruschichten 444.
— im deutschen Lias 527.
— Triassochelys dux 321, 323, 583.
Trichosurus 376.
Triceratops, Becken 358.
— prorsus 340, 341.
— sekundär quadruped 357, 383.
Triconodon 435, 438.
Triglyphus longaevus 597.
Trilobitengrotte, Mittelfrankreich, Nashorndarstellungen 28, 29.
Triloculina 242.
Trimerorhachis insignis 568, 569, 571.
— mesops 569.

Trinacromerum 317—320.
— bentonianum 318.
— Osborni 317.
Trinil auf Java, katastrophaler Untergang der Quartärfauna 162.
Trionychiden, miozäne 204, 205, 242, 244.
— im Mitteleozän Nordamerikas 251.
Trionyx rostratus 205.
— triunguis 204.
Tritemnodon 282, 286.
— agilis 186.
Triton corrugatum 234.
Tritylodon longaevus 597.
Trochanter quartus 359, 360.
— quartus, bei Stegosaurus rudimentär 432.
Trochictis hydrocyon 200.
— taxodon 200.
Trochocyathus 233.
Trogosus 291.
Truncatulina 243.
Tschiru 95.
Tuchorschitz in Böhmen 199, 264.
Tuffe, vulkanische, der Insel Samos 140, 142—146.
— — im Alttertiär Nordamerikas 252 bis 255.
Tullnerfeld bei Wien 166, 167.
Tulpenbäume 212.
— im Miozän Österreichs 210.
Tumboa Bainesi 603, 604.
Tundrenpferde der Eiszeit 34, 117.
Turbo rugosus 234.
Turmschnecken 233, 234.
Turon 339.
Turritella 169, 233, 234.
— bicarinata 234.
— turris 234.
Tylosaurus 307—309, 315—317.
— dyspelor 308, 313—315.
— proriger 315.
Tyrannosaurus rex 344, 357.

Udenodon gracilis 577, 579.
— Grayi 579.
— pusillus 578.
Übergußschichtung in den Tendaguruschichten 447.
Überläufer 195.
Uhu 50.
Uinta Beds 252.
Uintacyon 289.
Uintacrinus 518.
— socialis 337, 338, 347.
Uintaformation, Säugetierzonen 260.
Uinta-Konglomerate 252, 253.
Uinta-Mountains 252.
Uintanius 294.
Uintatherien der Bridger Beds 258—262.
Uintatherium 181, 260—262.
— laticeps, Lebensbild 181.
Uintatheriumzone 260.
Ulmen im Miozän der Arktis 214.
Ulmus borealis 214.
Ulva lactuca 225, 227, 228.
Undina acutidens 506.
Unio, im Wealden 401.
Unpaarhufer der Bridger Beds 258, 260, 263—276.
— mesaxonisch 286.
Unterkiefergelenk, queres, bei den Mosasauriern 313.
Ural, Fund von Rhopalodon 586.
Ur, als Jagdtier des prähistorischen Menschen 7, 9, 35.
— Körperbau und Aussehen 36, 37.
Urmiatherium 97.
Urogomphus giganteus 483, 514.
Uropatagium 498.
Ursavus brevirhinus 200.
Ursus arctos 135.
— — eiszeitliche Darstellung 34, 46.
— — Unterschied vom Höhlenbären 47.
— spelaeus, Gebißtypus 47.
Uruguay, Mesosaurier 566.
Urvogel 453, 454, 459, 488—497, 519—521.
Urwale 238, 239.
Utah, Uinta Beds 252.
— Wasatch Beds 252.
Uvigerina 243.

Valeriana celtica 52.
Varane, Gliedmaßenstellung 416, 422.
Varanus marathonensis 138.
Vegetation Europas in der Eiszeit 51—66.
— Mitteleuropas im Miozän 207—217, 244 bis 247.
— Änderung in der Alttertiärzeit 266, 267.
— des Bridgerbeckens im Mitteleozän 261, 262, 295.
— im Bereich der Niobraraschichten 303.
— aus der Zeit der Atlantosaurus Beds 436.
Venerupis irus 220.
Venus 242.
Verfehlte Anpassungsrichtungen 369.
Verlaimung des Lößes 64.
Vermetus arenarius 228, 234.
Verweichlichte Typen 203.
Viburnum Nordenskjöldi 214.
Vielfraß 44, 50.
Villa Rica, Paraguay, Mesosaurier 566.
Vioa 218, 219, 223.
— typica 219.
Viola alpina 58.
— calcarata 51.
Virginien, Sumpfzypressenwälder 211, 212.
Viverra leptorhyncha 199.
— miocenica 199.
Viverravinae 289.
Viverravus 289.
Viverriden 154.
— der Pikermifauna 133—136.
Viverriden, im Miozän Österreichs 199.
Vivipara 6, 7.
Viviparie aquatischer Reptilien 417, 418, 544—546.
Vögel der Pikermifauna 138, 148.

Vögel, miozäne 206, 244, 246, 249.
— in der Oberkreide Nordamerikas 305, 331—337.
— der Solnhofener Schiefer 488—497.
— arborikole Ahnen 383.
— biped 350.
— Gastrolithen 320.
— Phalangenzahlen 361.
— Schwanz verkümmert 358.
Vöslau bei Wien 167—168.
— miozäne Fische 232.
Vogelberge 336.
Vogelwelt der Eiszeit 50.
Voitsberg in Steiermark 199.
— — — Spuren miozäner Waldbrände 246, 250.
Voluta 242.
— rarispina 234.
Vordersdorf in Steiermark 192.
Vryburg, Südafrika, Gletscherschliffe aus der Permzeit 564.
Vulkanische Ausbrüche, Vernichtung der Samosfauna 145, 146.
— — — — Bridgerfauna 145, 162, 254, 255.
— Gesteine der mittleren Eozänzeit Nordamerikas 252—255.
— — nie von Vioen durchlöchert 219.
— — von Seeigeln angebohrt 222.
Vulpavus profectus 289.

Wachau, Donaudurchbruch 1.
— Vegetationscharakter in der Eiszeit 66.
Wachholder, Futterpflanze des Mammuts 27.
Wachsrose 224, 225.
Wadhurst Clay 392.
Waffen des Aurignacienmenschen 7, 8, 35.
Walbersdorf, miozäne Fischfauna 232, 234.
Waldböcke 98.
Waldbrände in der Miozänzeit Österreichs 246, 250.
Waldelch 42, 43.
Waldelefanten der Eiszeit 26.
Waldfauna des Brule Clay 257.
Waldpferde 117.
— der Eiszeit 34.
Wale des Miozänmeeres 172, 238, 239, 240.
— Fossilisationsprozeß 241, 242.
— Gliedmaßengelenke 419.
— Lage der Nasenöffnungen 420.
— zum Teil furchtbare Raubtiere 315.
Walfischbai 603.
Walfriedhof von Antwerpen 146, 170, 242, 530, 535.
Walnuß, fossile, aus dem Miozän des Wiener Beckens 211.
Walnußbäume 212.
— im Miozän von Oeningen 216.
Wanzen im Miozän Europas 207.
Wapitihirsch 41.
Warren-Mastodon 86.
Warzenschwein, Lebensweise 109.
Wasatch Beds 252.
Wasatchformation 255.
Washakie Beds 252.
Washakieformation 255.
— Säugetierzonen 260.
Washakius 294.
Wasserläufer 459.
Wasserratte, im Löss 46.
Wasserschildkröten aus dem Wealden 348, 386, 387.
Wasservögel im Unterpliozän von Pikermi 138.
— miozäne 244, 249.
Wasserwanzen der Solnhofener Schiefer 459, 463, 509, 512, 513.
Wealdenbildungen 348—401, 441.
Wechselgebirge 166.
— Edelkastanien 217.
Weiden als Nahrungspflanzen des Mammuts 27.
Weidenblätter als Futter des Wollnashorns 30.
Weinreben im Miozän Nordgrönlands 215.
Weisenau bei Mainz 199.
Weißbauchschuppentier 381.
Weißdorn im Miozän der Arktis 214.
Weißenbach in Bayern 454.
Weißhandgibbon 200.
Weißwal, freie Halswirbel 542.
Wellenfurchen in den Atlantosaurus Beds 407.
— im Solnhofener Schiefer 485.
Welse, im Mitteleozän Nordamerikas 251.
Weltevreden, Oranjestaat, Fischfunde 599.
Welwitschia mirabilis 603, 604.
Wiener Becken, miozänes Lebensbild 242—247.
— — durch Einbruch entstanden 236.
— — größte Tiefe 236.
— — miozäne Meeresfauna 217—243.
— — Relief des Meeresbodens 236, 240, 250.
Wienerwald 167.
Wien, miozäne Sirene 240.
— sarmatische Bartenwale 239.
— Walfriedhof 535.
Wiesel 50.
Wies, Steiermark 170.
Wildesel, eiszeitliche Funde im Europa 32, 34.
Wildkatze 50.
Wildhunde, malayische 244.
— miozäne 244.
Wildpferde, als Jagdtiere des Aurignacienmenschen 7, 9, 32.
— eiszeitliche Darstellungen derselben 14, 32, 33, 34.
— im Löß Europas 32—35, 67.
— Vergleich mit Tertiärpferden 188.
Wildrinder als Jagdtiere des Aurignacienmenschen 9, 35.
Wildschwein, Größe der Hauer 109, 110.
Wildschweine im Miozän Österreichs 195, 196.
Wilgebosch, Fund von Ictidorhinus 596.

Willendorf, paläolithische Kulturschichte 1.
Wiluifluß in Sibirien, Nashornfund 29, 30.
Windblütler der Alpenflora, arktischen Ursprungs 55.
Wind River Beds 252.
— — Formation, Säugetierzonen 259.
Winterschlaf, Fettaufspeicherung für denselben 17.
— der Alpenpflanzen 52.
Wintershof bei Eichstätt 477.
Wirbel, Aufbau bei Stegecephalen und primitiven Reptilien 569—571.
Wisent, als Jagdtier des Aurignacienmenschen 9, 35, 37.
Wisente, Hornformen 37, 38.
Wisent, im ostindischen Pliozän 97.
— Verfilzung des Fells 26.
Wölfe, Jagdart auf Rentiere 159.
— im Miozän Österreichs 199.
— der Eiszeit 48, 68.
Wörkerszell 477.
Wolf, Gebißtypus 278.
Wollhaariges Nashorn 28—32, 67.
Wühlratte, nordische, im Löß 46.
Würmer 168.
— in den Solnhofener Schiefern 518.
Würmeiszeit, Flora 51 ff.
Wüste, unmittelbar an Sumpf grenzend 382.
Wüstenklima, Mumifizierung 397, 398.
Wulfenia carinthiaca 52, 216.
Wurmgänge in den Küstenfelsen des Wiener Beckens 223.
Wurmröhren, miozäne 243.
Wurzelfüßer, miozäne 242, 243.
Wyoming, Bridger Beds 251—298.
— Central Great Plains 299.
— Wasatch Beds 252.
— Washakie Beds 252.
— Wind River Beds 252.
Wytschedgafluß, Nordrußland, Funde permischer Reptilien 575.

Xenarthra 119, 124, 125, 291.
Xenochoerus leobensis 195, 196.
Xerophile Pflanzen, für die permische Karroo anzunehmen 602, 603.

Yak, Fetthöckerbildung 17.

Zahnbrasse 231.
Zahnwale, miozäne 171, 240.
Zahnspezialisationen der Ornithischier 368, 369.
Zandt 455, 456, 499.
Zebra 109, 110, 117, 118.
— Ähnlichkeit mit Hipparion 109.
— Lebensweise 117, 118.
Zebrafauna 111.
Zedern im Wealden 393, 401.
Zell in Württemberg 526.
Zerstörung der Tierleichen in der Massaisteppe 162, 163.
Zeugenberge in Kansas 304.
Zibethkatzen 289.
— der Pikermifauna 133—136.
— im Miozän Österreichs 199.
Ziegen im Unterpliozän Griechenlands 102.
Ziesel im Löß 46.
Zillingsdorf, Niederösterreich 209, 210.
Zimtbäume im Miozän Österreichs 209.
— im Miozän von Oeningen 216.
Ziphiiden 541.
Zirbelkiefer 60.
Zostera marina 233.
Zwergböcke 95.
Zwergelefanten, Beziehungen zur Polyphemsage 141.
Zwergformen des Mammuts 26, 27.
Zwerghirsche 522.
Zwergmoschustier 192, 194.
Zwergwuchs der Alpenpflanzen 52.
Zwiebelgewächse als Nahrung von Chalicotherium 122.
Zygolophodon americanus, Molarenbau 178, 179, 266.
— Borsoni 82—92, 173.
— tapiroides 172, 173, 178, 183.
— tapiroide Reihe der Mastodonten 178.
Zykadeenwälder der Atlantosauruszeit, Aufenthaltsort von Stegosaurus 433.
Zyklopen, Entstehung der Sage 140.
Zypressen im Miozän der Arktis 214.
Zypressensümpfe der Miozänzeit Österreichs 208, 246.
Zypressen des Solnhofener Schiefers 489.

Autorenregister.

Agassiz, A. 483.
Alexejew, A. 190.
Amalitzky 575, 582, 595.
Ameghino, F. 164.
Ammon, L. 249, 466, 467, 505, 509, 524.
Andrews, C. W. 82, 85, 92, 124, 164, 173, 180, 500, 524.
Antonius, O. 33, 34, 72, 73, 96, 111, 113—117, 163.
Arthaber, G. A. 205.
Assmann, P. 507.

Baer, K. E. 27.
Bain, A. G. 563, 605.
Ballerstedt, M. 362, 363, 392, 400, 402.
Barbour, E. H. 415.
Bauer, F. 543.
Beckwith 410.
Beecher, C. E. 364, 365.
Begouen 37, 38.
Berridge, W. S. 194.
Beyrich, E. 78.
Boeckh, J. 297.
Boehm, G. 605.
Boule, M. 49, 71.
Boulenger, G. A. 249.
Bourguignat 49.
Branca, W. 544—546, 562.
Branco, W. 165, s. auch Branca.
Brandt, J. F. 22, 30, 72.
Brauer, A. 235, 236, 249.
Brehm, A. E. 380.
Breuil, H. 13—15, 28, 29, 33, 34, 37, 46, 48, 49, 72.
Broili, F. 569.
Broom, R. 569, 572, 574, 575, 577, 583, 585, 586, 589—591, 594, 596, 599, 605—607.
Brown, A. 599.
— B. 319, 338, 341, 346.
— C. 557, 562.
— Fr. 413.
Brückmann, F. E. 3.
Burmeister, H. 537.

Camp, C. L. 587, 592—594, 607.
Capellini, G. 325.
Capitan, L. 34, 37.
Carlsson, A. 376, 378, 403.
Cartailhac, E. 33.
Case, E. C. 606.
Choeretis 78.
Condra, G. E. 300.
Cope, E. D. 251, 301, 305, 320, 345, 413, 417.
Cori, I. C, 226, 485, 523.
Groß, C. W. 405.
Czerski, J. D. 30.

Dames, W. 78, 105, 127, 163, 492, 524, 552.
Darton, N. H. 256—258, 299, 300, 302, 345, 406, 449, 450.
Darwin, Ch. 165, 229, 370, 605.
Dawson, C. 363.
Dean, B. 557.
Diels 59.
Dietrich, W. O. 9, 10, 12, 18, 19, 22, 42, 71, 73, 163.
Dörr, J. 492.
Doflein, F. 249.
Dollo, L. 309, 345, 349, 351, 352, 354, 355, 357, 360—364, 366—370, 384 bis 386, 389, 390, 402, 403.
Dreger, J. 247.
Drevermann, F. 40, 73, 464, 527, 531, 533.
Dupont, E. 395, 397, 403.

Earle, Ch. 266.
Eastman, Ch. R. 504.
Eaton, G. F. 305, 326, 329, 345.
Ehrenberg, K. 347.
Ehrensberger, F. 465.
Engler, A. 61.
Ettingshausen, C., Freiherr von 170, 207, 247, 249.

Fages 383.
Feilden 213.
Feistmantel, O. 564.
Felch, M. P. 410, 411, 429.
Filhol, H. 164.
Finlay, G. 77.
Fischer, E. 62.

Fraas, E. 18, 19, 165, 441, 450, 498, 500 bis 502, 509, 521, 522, 524, 543, 547, 548, 553, 556, 562.
—, O. 165, 191, 192, 196, 248, 526, 530, 561.
Frischmann, L. 523.

Gaudry, A. 78, 81, 87, 90, 93, 94, 100, 101, 102, 107—110, 114, 120, 125, 127, 128, 132, 134, 135, 137, 138, 149, 163, 173, 175, 176, 201.
Geißler, R. 231.
Gidley, J. W. 297.
Gilmore, Ch. W. 312, 345, 368, 410, 411, 413, 428, 429, 431—435, 450.
Goodrich, E. S. 515.
Granger, W. 408, 412.
Gregory, W. K. 157, 164, 165, 200, 248, 298, 415, 587, 592—594, 607.
Griesbach, C. L. 566, 605.
Guembel, W. 457, 523, 531.

Hafferl, A. 79.
— F. 75—77, 79, 80.
Haeckel, E. 463.
Handlirsch, A. 459, 507, 508, 523.
Hankin, E. H. 524.
Harris 117.
Hatcher, J. B. 347, 406, 407, 410—412, 415, 418, 423, 449.
Hauff, B. 525, 526, 529, 534, 538, 540, 552, 560.
Hay, O. P. 22, 426.
Hayek, A. 51.
Heck, L. 112, 359, 381, 402.
Heer, O. 213, 215, 216, 249.
Heilmann, G., 331—335, 347, 372, 376, 402, 403, 488—493, 524.
Heim, A. 41.
Hennig, E. 451, 607.
Herman, O. 68.
Hermann, A. 412, 414.
— R. 28.
Herz, O. 24.
Hescheler, K. 73.
Heuglin, Th. 123.
Hickling, H. G. A. 581, 606.
Hilzheimer, M. 36, 73, 161, 194.
Hofmann, A. 179, 248.
Holland W. J. 120, 121, 163, 419, 440.
Hooley R. W. 388, 389, 403.
Hoyer, H. 25, 72.
Hrdliczka, F. 209, 210.
Huene, F. Freiherr von 308, 313, 346, 400, 403, 430, 518, 569, 585, 607.
Hulke, J. W. 375, 378, 403.
Hutchinson, H. N. 575, 582, 595, 607.

Ilwof, F. 249, 250.

Jaeger, G. F. 196.
Jaekel, O. 346, 462, 517, 539, 558, 578.
Janensch, W. 425, 426, 441—448, 450, 451.
Jarocki 36.
Jenney 405.

Kail, J. 206.
Kaup, J. J. 202.
Kerner, A. 62, 74.
Kiernik, E. 297.
Kirk, E. 347.
Kittl, E. 196, 248.
Knight, Ch. R. 131, 176, 263, 285, 314, 316, 415, 416.
Knochenhauer 352.
Koenig, F. 176, 250, 403, 503, 533, 544, 561.
Koken, E. 531, 555, 557, 562, 605.
Kormos, Th. 47, 73, 90, 103, 104, 116, 140, 163.
Kowalevsky, W. 297.
Kowarzik, R. 44, 73.
Kramberger, K. 249.

Lakes, A. 410.
Lartet, E. 15, 78, 87.
Lebedinsky, N. G. 356, 402.
Leidy, J. 251, 314.
Leiningen, Graf von 146, 165.
Lepsius, R. 154, 163.
Leydig, F. 22, 72.
Liesegang, R. E. 561.
Lindermayer 77, 78.
Linné, C. 32.
Lönnberg, E. 125, 164.
Lotichius, J. P. 2.
Lucas, F. A. 23, 179, 329.
Lull, R. S. 174, 274, 347, 429, 431, 450, 451.
Lydekker, R. 95, 596.

Mc Clung, C. E. 39.
— Gregor, J. H. 565.
Major, Forsyth, C. I. 137, 141, 164.
Makowsky, A. 70.
Marsh, O. C. 180, 182, 251, 262, 270, 274, 296, 331—336, 341, 347, 408, 409—411, 413, 416, 428, 430—434, 437, 438, 476, 523.
Maška, C. 16, 72.
Matthew, W. D. 86, 125, 130, 132, 164, 251, 278—281, 284, 286, 288—290, 292, 293, 296—298, 358, 402, 412, 414, 415, 417, 419, 420, 433, 450.
Merian, M. 1, 2.
Merkel, O. 7.
Merriam, J. C. 306, 345.
Michael, R. 472.
Michalet 78.
Middendorff, A. Th. 28.
Miller, P. 298.
Mitzopoulos 78.
Moebius, K. 22, 23, 72.

Moodie, R. L. 347.
Mook, Ch. C. 298, 450.
Much, R. 400.
Mudge, B. F. 319.

Nehring, A. 46, 73.
Nelson 335.
Neumayr, M. 78, 133, 157, 158, 478, 480, 564.
Newton, E. T. 572, 574, 582, 597, 606.
Niezabitowski, E. L. 30, 72.
Nopcsa, F. Baron 347, 355—357, 368, 369—371, 378, 380, 381, 402, 403, 518.
Nordgard, O. 561.

Obermaier, H. 4, 7, 8, 43, 71, 72.
Oeffinger, R. 604.
Oertzen, J. 161.
Oppel, A. 459, 492, 496, 523.
Oppenheim 508.
Orleans, Prinz von 78.
Osborn, H. F. 22, 71, 131, 164, 175, 188, 251—253, 259—261, 263, 265, 266, 268, 271, 272, 274, 275, 290, 291—294, 296—298, 314, 316, 339, 340—342, 346, 347, 402, 403, 407, 408, 409, 414—416, 418, 421, 422, 436, 450.
Owen, R. 378, 417, 524, 544, 572, 606.

Pallas, P. S. 30.
Papp, K. 171.
Pavlow, M. 115.
Penck, A. 64, 74.
Peters, K. F. 249, 250.
Peterson, O. A. 120, 121, 163.
Pfaff 478.
Pfeffer, G. 561.
Pilger, R. 604.
Pilgrim Guy, E. 98.
Pfizenmayer, E. 23, 25, 72.
Piette, E. 32, 33, 44.
Pohlig, H. 202, 248.
Pompeckj, J. F. 531, 532, 561.
Pycraft, W. P. 524.

Quenstedt, F. A. 525, 530, 534, 544.

Range, P. 605.
Ranke, J. 15.
Reichenau, W. 73.
Reis, O. 506.
Révy, H. 111.
Riabinin, A. 74.
Riggs, E. S. 418, 450.
Roth, J. 77, 78.
Rothpletz, A. 462, 463, 471—476, 479, 484, 485, 523.
Rumpf 250.
Russell, I. C. 211, 411.
Rzehak, A. 69, 74, 250.

Salensky, W. 19—21, 72.
Salfeld, H. 523.
Sannikow 28.
Saville-Kent 353.
Schaffer, F. X. 62.
Schillings, C. G. 112, 113, 162, 522.
Schleiermacher, F. E. D. 202.
Schlesinger, G. 87—90, 163, 173—176, 179, 184, 248.
Schlosser, M. 43, 50, 96, 103, 115, 141, 142, 143, 144, 163, 164, 189, 194, 196, 199, 202, 248, 291, 523.
Schneid, Th. 457, 458, 523.
Schrenckh, L. 30.
Schröder, H. 551.
Schubert, R. J. 231, 232, 234, 249.
Schulz, G. E. F. 381.
Schwarz, J., Freiherr von 484, 513.
Schwertschlager, J. 460, 461, 465, 476, 478, 484, 511, 523.
Scott, W. B. 45, 181, 251, 264, 273, 288, 294.
Seeley, H. G. 378, 501, 572, 573, 574, 592, 606, 607.
Senefelder, A. 454.
Seward, A. C. 392, 403.
Shufeldt, R. W. 334, 336, 337, 347.
Siebenrock, F. 205, 248.
Sinclair, W. J. 255, 276, 277, 296.
Skouphos, Th. 78, 152.
Smith, G. Elliot 125, 164.
Soergel, W. 8, 11, 27, 42, 71, 72, 73.
Sollas, I. B. J. 606.
— W. J. 607.
Stechow, E. 363.
Stefanescu, G. 71.
Stehlin, H. G. 196, 277, 279, 294, 295, 297, 298.
Steiner, H. 403, 524.
Steinmann, G. 27, 72, 73, 536, 537.
Steller 576.
Stellwaag, F. 524.
Sternberg, Ch. H. 303, 304, 305, 312, 320, 328, 334, 345, 346.
— Ch. M. 328, 334.
Steuer, A. 219, 220, 224, 225, 226.
Stow, G. W. 605.
Strobl, J. 4, 5, 71.
Stromer, E. Freiherr von Reichenbach 508, 530, 555, 605.
Studer, T. 50.
Suess, E. 217, 605.
Szabó, J. 220.

Tausch, L. 78, 133.
Theodori, C. 543.
Tornier, G. 426.
Toula, F. 206, 236, 249, 297.

Traquair, R. H. 390, 391, 403.
Troll, O. 6, 71.

Utterback, W. H. 411, 413.

Vadász, E. 221.
Van Carter, J. A. 251.
Van Hoepen, E. C. N. 566, 605, 606.
Verrille, A. E. 561.
Versluys, J. 346, 419, 422, 434, 572, 574.
Vierhapper, F. 54, 58, 59, 60, 61, 74.

Wagner, A. 78, 492.
Walther, J. 381, 455, 457, 458, 459, 460, 461, 462, 463, 464, 465, 475, 478, 479, 480, 481, 482, 484, 486, 487, 496, 513, 514, 518, 523.
Ward, L. F. 439.
Watson, D. M. S. 569, 571, 572, 576, 577, 579, 580, 581, 584, 586, 590, 592, 593, 596, 597, 598, 600, 601, 602, 605, 606, 607.
Weitenhiller 454.
Weithofer, A. 115, 136, 164.
Werner, F. 379.
Wettstein, R. 52, 57, 62, 63, 74, 249.
Whaits 599.
White, C. A. 406.
Wieland, G. R. 319, 321, 322, 323, 324, 325, 346, 347.
Williston, S. W. 311, 317, 318, 319, 320, 329, 345, 346, 347, 410, 417, 568, 569, 570.
Wiman, C. 165, 307, 315, 345, 346, 543.
Winkler, T. C. 523.
Woldřich, J. N. 43.
Woodward, A. Smith 78, 133, 147, 148, 151, 153, 154, 158, 164, 392, 403, 557, 559, 572, 574, 590.
Wortman, J. L. 251, 284, 287, 297, 411.

Zdarsky, A. 195, 248.
Zittel, K. A. 21.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Die angegebenen Preise sind die im November 1921 gültigen; für das Ausland erhöhen sie sich durch den vorgeschriebenen Valuta-Zuschlag. Die Preise für gebundene Bücher sind unverbindlich.

Lehrbuch der Paläozoologie

Von O. Abel

o. ö. Prof. der Paläobiologie an der Universität Wien

Mit 700 Abbildungen im Text. XVI, 500 S. gr. 8° 1920

Preis: Mark 60.—, geb. Mark 73.50

Die Naturwissenschaften 1921, Nr. 4:

Kein Buch läßt die Neubelebung der gesamten Paläontologie durch die Paläobiologie besser hervortreten als dies Lehrbuch — kein Forscher war aber auch besser geeignet als gerade Abel, eine neue Paläontologie zu schreiben. Er mußte sie sogar verfassen; er als der geistige Vater der Paläobiologie mußte den Nutzen seiner Richtung, der angezweifelt worden war, für die Gesamtwissenschaft beweisen.

Zwei Dinge fallen dem unbefangenen Beurteiler des Buches vor allem auf. Einmal fangen die toten Zeugen der Vergangenheit an zu leben, sie sind nicht mehr zerrissene Hartteile denen übel mitgespielt worden ist, auch nicht mehr Nummern in einem langweiligen, wenn auch notwendigen Zettelkatalog. Es sind wieder Tiere, wirklich lebendige, oft fremdartige Tiere geworden; Abels Gestaltungsfreude und -kraft hat sie zu neuem Leben erweckt. Das zweite ist die Absicht des Verfassers, auf die er im Vorwort hinweist, die Fragen in den Vordergrund zu stellen. Die Paläontologie hat viel mehr ungelöste Rätsel als jeder andere Zweig der beschreibenden Naturwissenschaften; jeder Tag kann ihr die größten Überraschungen bringen, kann alle Theorien, alle Systematik umwerfen. Und ist das nicht das Schönste an unserer Wissenschaft? Dies geheimnisvolle Locken, das der Schatzgräber bei jedem Spatenstich empfindet, das seine Sinne stets gefesselt hält, genießt der Paläontologe fortwährend. Und es ist herrlich, diese Forscherfreude der jungen Generation einzuimpfen, ihr nicht allein die Tatsachen, sondern vor allem die viel zahlreicheren Fragen vorzutragen, damit sie mitarbeiten lernt.

Als ich die Korrekturbogen des Werkes in der Hand hielt und mit dem Verfasser durchsprach, empfand ich sofort, wieviel prachtvolles Temperament, wieviel ansteckende Lehrfreude aus seinen Worten klang. Mag Abel vielleicht zu weit gegangen sein, mag er hier und da ein wenig mehr Systematik einarbeiten müssen (darüber wird ja wohl jeder Forscher anderer Ansicht sein), das ändert an dem Gesamturteil nichts, daß hier das lebensvollste, frischeste und anregendste Lehrbuch der Paläozoologie vorliegt, das es in irgendeiner Sprache der Erde gibt. Ein Deutscher schrieb es — wir wollen und können stolz darauf sein!

Die Umschau 1921, Nr. 44:

„Die Paläozoologie ist ein Teilgebiet der Zoologie und nicht der Geologie . . . Die Ziele der Paläozoologie bestehen vor allem in der Erforschung der Organisation und der stammesgeschichtlichen Stellung der fossilen Tiere sowie in der Aufhellung ihrer Beziehungen zur Umwelt", schreibt Abel zur Einleitung des Werkes. Dementsprechend unterscheidet sich die Behandlung des Stoffes wesentlich von den früheren Werken (Zittel, Steinmann-Doederlein usw.). Die Darstellung richtet sich in Inhalt und Umfang nach den eben genannten Gesichtspunkten. Morphologie, Embryologie und Ökologie der heute lebenden Formen einer Gruppe leiten die Abschnitte ein. Die alten Genus- und Spezies-aufzählungen fallen weg und werden durch einige charakteristische Beispiele ersetzt. . . . Abels Lehrbuch wird wohl für die Paläontologen und Zoologen — und hoffentlich auch die Geologen! — das Lehrbuch der Paläozoologie werden . . . Die bildliche Ausstattung ist hervorragend. Dr. Loeser.

Frankfurter Zeitung 8. Juni 1921:

. . . Ich beneide die Studenten um den neuen „Abel" und beglückwünsche den fernen Freund zu dem lebensvollen anregenden Buch. . . . Den Studenten wird es mit seiner frischen biologischen Art, mit seinem Vermeiden öder Massenversammlung lateinischer Namen gefallen und nützen. Das Buch ist bis jetzt die beste Grundlage für die Lehrtätigkeit des Dozenten, die es in irgendeiner Sprache der Erde gibt, und es wird so bald nicht erreicht, geschweige denn übertroffen werden. Denn es weckt „Freude an der Forschung" und es zeigt „ein weites und dankbares Feld für zukünftige Arbeiten". Fr. Drevermann.

Synopsis der rezenten Schildkröten mit Berücksichtigung der in historischer Zeit ausgestorbenen Arten. Von **F. Siebenrock,** Kustos am Naturhistor. Hofmuseum in Wien. (Zoolog. Jahrbücher. Hrsg. von Prof. Dr. J. W. Spengel, Gießen. Supplement 10, Heft 3.) 192 S. gr. 8° 1909 Mk 24.—

Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke, bionomisch betrachtet. Von **Johannes Walther,** a. o. Prof. der Geologie und Paläontologie an der Universität Jena. (Abdruck aus „Festschrift zum 70. Geburtstage von Ernst Haeckel".) Mit 21 Abb. im Text u. 1 Tafel. 82 S. gr. 4° 1904 Mk 28.—

Die Dinosaurier der europäischen Triasformation mit besonderer Berücksichtigung der außereuropäischen Vorkommnisse. Von **Friedrich von Huene,** a. o. Prof. in Tübingen. Mit 351 Abbildungen im Text und einem Atlas von 111 Tafeln. (Geologische und paläontologische Abhandlungen. Suppl.-Bd. I.) XII, 418 S. 4° 1907—1908 Mk 640.—

Inhalt: 1. Historische Einleitung. 2. Beschreibung der einzelnen Funde. 3. Systematische Übersicht über die beschriebenen Arten. 4. Rekonstruktionen und Anatomisches. 5. Vergleichung der europäischen und außereuropäischen Dinosaurier der Trias unter sich. 6. Vergleichung der triassischen und der jüngeren Theropoden. 7. Das Verhältnis der Theropoden zu den Sauropoden. 8. Das Verhältnis der Theropoden zu den Orthopoden. 9. Die Beziehungen der Dinosaurier zu anderen Reptilien. 10. Die Entwicklung der Dinosaurier. — Verzeichnis der benutzten Literatur.

Geologische und paläontologische Abhandlungen. Neue Folge. Band 1—6 und 8—13 (= 58 Hefte). Herausgegeben von **W. Dames** [Bd. 1 bis 4], **E. Kayser** [Bd. 1—3], **E. Koken** [Bd. 4—11] und **J. F. Pompeckj** und **Fr. Freiherr von Huene** [von Bd. 12 ab].

Preis für Band 1—6 und 8—13 und Suppl. I: Mk 5316.—

Jedes Heft ist einzeln käuflich. — Verzeichnis kostenfrei.

Odontologische Studien. Von Prof. Dr. **L. Bolk,** Direktor d. anatomischen Instituts der Universität Amsterdam.

Erster Teil: **Die Ontogenie der Primatenzähne.** Versuch einer Lösung der Gebißprobleme. Mit 2 Tafeln und 74 Abbildungen im Text. VII, 122 S. gr. 8° 1913 Mk 20.—

Zweiter Teil: **Die Morphogenie der Primatenzähne.** Eine weitere Begründung und Ausarbeitung der Dimertheorie. Mit 61 Abbildungen im Text und 3 Tafeln. VIII, 181 S. gr. 8° 1914 Mk 28.—

Dritter Teil: **Zur Ontogenie des Elefantengebisses.** Mit 22 Abbildungen im Text. III, 38 S. gr. 8° 1919 Mk 5.—

Vergleichende Anatomie des menschlichen Gebisses und der Zähne der Vertebraten. Von Dr. **Paul de Terra,** vorm. Zahnarzt in Zürich. Mit 200 Abbildungen im Text. XIV, 451 S. gr. 8° 1911

Mk 48.—, geb. Mk 60.—

Zoologisches Wörterbuch. Erklärung der zoologischen Fachausdrücke. Zum Gebrauch beim Studium zoologischer, anatomischer, entwicklungsgeschichtlicher und naturphilosophischer Werke, verfaßt von Prof. Dr. **E. Bresslau** in Straßburg i. E. und Prof. Dr. **H. E. Ziegler** in Stuttgart, unter Mitwirkung von Prof. E. Eichler in Stuttgart, Prof. Dr. E. Fraas in Stuttgart, Prof. Dr. K. Lampert in Stuttgart, Dr. Heinrich Schmidt in Jena und Dr. J. Wilhelmi in Berlin, revidiert und herausgegeben von Prof. Dr. **H. E. Ziegler** in Stuttgart. Zweite, vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 595 Abb. im Text. XXI, 737 S. gr. 8° 1912 Mk 72.—, geb. Mk 100.—

Aus der Heimat 1908, Heft 7:

Wer sich eingehender mit zoologischen Studien abgeben, ja, wer auch nur eines der vielen naturphilosophischen Werke der Neuzeit mit Nutzen lesen will, braucht ein solches Wörterbuch unbedingt.

Ant. Kämpfe, Buchdruckerei, Jena.

Naturwissenschaftliche Wochenschrift

Begründet von H. POTONIÉ

Herausgegeben von Prof. Dr. **H. Miehe** in Berlin

1922 erscheint Band 37 (neue Folge Bd. 21)

Preis: vierteljährlich (= 13 Nummern) Mk 15.—

Verlag von Gustav Fischer in Jena

In wissenschaftlicher und doch für einen jeden Gebildeten verständlicher Weise sucht die „Naturwissenschaftliche Wochenschrift" der Allgemeinheit das zugänglich zu machen, was die Gegenwart auf naturwissenschaftlichen Gebieten bringt. Sie will Mittlerin sein für alle diejenigen, die sich nach den Studienjahren mit ihren reichen Bildungsmöglichkeiten und starken vielfältigen Anregungen sich in einen Kreis versetzt sehen, der ihnen auf naturwissenschaftlichem Gebiete im allgemeinen nur ungenügende Anregungen zu bieten vermag. Die Naturwissenschaftliche Wochenschrift gewährt eine

Übersicht über die wichtigsten naturwissenschaftlichen Erscheinungen

unserer Zeit und hält den großen Kreis der naturwissenschaftlich Gebildeten und Interessierten, die an den Fortschritten und neuen Ideen teilnehmen und sich geistige Selbständigkeit und Frische bewahren wollen, mit den Naturwissenschaften in steter und enger Berührung.

Sie erreicht ihr Ziel durch Veröffentlichung von Aufsätzen über eigene Forschungen, sofern sie für weitere Kreise ein Interesse haben, ferner durch Zusammenfassungen über bestimmte Forschungsgebiete, sowie durch kleinere Mitteilungen über die neuesten Fortschritte in den verschiedenen Disziplinen der Wissenschaft. Überall ist das Wesentliche möglichst klar und einfach herausgearbeitet, damit es dem naturwissenschaftlichen Laien, d. h. dem Nichtspezialisten, verständlich wird. In diesem Sinne ist die Wochenschrift populär. Das Verständnis wird durch Beigabe von Abbildungen zu erleichtern versucht.

Die „naturwissenschaftliche Wochenschrift" bietet im einzelnen also

Original-Artikel

von hervorragenden Forschern und tüchtigen Gelehrten (zum Teil mit Abbildungen).

In jeder Nummer erscheinen ferner **Berichte**

über wichtige neuere und allgemein interessante Publikationen, Forschungsergebnisse und Entdeckungen in den verschiedenen Gebieten der Naturwissenschaften, also in der Astronomie, Physik, Chemie, Botanik, Zoologie, Anthropologie, Geologie, Paläontologie, Geographie, Physiologie usw. Auch von diesen Berichten sind manche mit Abbildungen versehen.

Besonderes Gewicht wird auf sorgfältige und kritisierende

Bücherbesprechungen

gelegt. Von sachkundigen Rezensenten wird die große Mehrzahl der für einen weiteren Leserkreis in Betracht kommenden Bücher und auch ein guter Teil Publikationen von mehr speziellem wissenschaftlichen Interesse besprochen.

Ferner wird dem Leser in einer Abteilung „Anregungen und Antworten" Gelegenheit gegeben,

Auskunft über wissenschaftliche Fragen

zu erhalten oder selber Anregungen und Beobachtungen mitzuteilen.

Auswahl von **Original-Artikeln** aus Jahrgang 1921:

Lorentz-Einstein. Einsteins „Weltbild" eine Zahlenfiktion? Philosophisch kritische Untersuchungen von Bruno Schönherr, Zillertal (Riesengeb.). [21 : 1]

Aus dem Stoffhaushalt unserer Gewässer. (Vortr., geh. i. d. physik.-ökon. Ges. zu Königsberg i. Pr.) Von Dr. med. et phil. A. Willer. Mit 4 Kurven. [21 : 2]

Bemerkungen zur Entstehung und Besiedlung des Trockentorfs. Von M. Kästner, Frankenberg i. Sa. [21 : 3]

Täuschende Ähnlichkeit mit Bienen, Wespen und Ameisen. Von Prof. Dr. Friedr. Dahl, Steglitz. [21 : 5]

Kakao und Schokolade bei den alten Mexikanern. Von Dr. phil. Franz Termer, Berlin. [21 : 5]

Spekulatives über die Endlichkeit der Welt. Von E. J. Gumbel, Berlin. [21 : 6]

Zum Kreislaufprozeß des Wassers. Von Prof. Dr. W. Halbfaß, Jena. [21 : 6]

Über Moorbildungen im tropischen Afrika. Von Prof. Dr. E. Krenkel, Leipzig. [21 : 6]

Wind und Wetter als Feldwirkungen der Schwerkraft. Von Reg.-Rat Dr. phil. H. Fricke, Berlin-Westend. Mit 5 Abbild. [21 : 7]

Naturwissenschaftliche Wochenschrift

Das Problem der Wirtswahl bei den parasitischen Pilzen. Von Dr. Fr. Kobel, Bern. [21 : 8]

Die Birotationstheorie. Von Hans Passarge, Königsberg i. Pr. [21 : 8]

Pflanzen als Wetterpropheten. Von Prof. Dr. K. Goebel, München. Mit 2 Abb. [21 : 9]

Deszendenzprobleme, erörtert am Fall der Steinheimer Planorben. Von M. Rauther, Stuttgart. Mit 3 Abb. [21 : 10]

Über Altern und Verjüngung. Nach einem Vortrag in der Naturforscher-Gesellschaft zu Danzig. Von Dr. med. E. Liek, Danzig. [21 : 11]

Neue Urkunden über das älteste Haustier. Von Priv.-Doz. Dr. Ludw. Armbruster, Berlin. Mit 11 Abb. [21 : 13]

Aufbau und geologische Geschichte der Sinaihalbinsel. Von Walter Hoppe, Leipzig. [21 : 14]

Zur Bildung der Braunkohlenflöze und Ökologisches über den Braunkohlenwald. Von Dr. R. Potonié, Berlin. Mit 1 Abbild. [21 : 15]

Pflanze und Elektrizität. Von Dr. Friedl Weber, Graz. [21 : 16]

Ein neuer Weg der Schädlingsforschung. Von Dr. Leonh. Lindinger, Hamburg. [21 : 17]

Eine neue Einteilung der Pflanzengesellschaften. Von Prof. Dr. Friedrich Vierhapper, Wien. [21 : 18/19]

Die Grundtypen der gesetzmäßigen Vererbung. Von Prof. Dr. Heinr. Prell, Tübingen. Mit 4 Abbild. [21 : 20]

Hundert Jahre Phytopaläontologie in Deutschland. Von Jul. Schuster, Berlin. [21 : 21]

Über den Kreislaufprozeß des Wassers. Von Prof. Dr. Fr. Nölke, Bremen. [21 : 21]

Zur Ausgestaltung der Schädlingsbekämpfung. Von Prof. Dr. J. Wilhelmi, Berlin-Dahlem. [21 : 21]

Der Farbensinn des Menschen und seine angeborenen Störungen. Von Dr. W. Klingelhoeffer, Offenbach i. B. [21 : 22]

Zur Wünschelrutenfrage. Von Dr. Axel Schmidt, Stuttgart. [21 : 22]

Christian Gottfried Nees von Esenbeck als Naturforscher und Mensch. Von Prof. Dr. Herb. Winkler, Breslau. [21 : 23]

Über die Geschichte und die neuesten Fortschritte der Kenntnis der Kakteen. Von Alwin Berger, Wilhelma, Cannstadt. [21 : 24]

Die künstliche Parthenogenese d. Froscheies. Von Hermann Voss. [21 : 24]

Empirie und Wirklichkeit, mit besonderer Rücksicht auf d. Beziehungen zw. Physik u. Biologie. Ein Beitrag zur naturwiss. Theorienbildung. Von Dr. Adolf Meyer, Göttingen. [21 : 25]

Erblichkeit und Nicht-Erblichkeit. Von Priv.-Doz. Dr. F. Alverdes, Halle a. S. [21 : 26]

Über die kosmischen Bewegungen des Äthers. Von Dr. K. Vogtherr, Berlin-Schöneberg. [21 : 27]

Die Entstehung von Roterden und Laterit. Von Reg.-Rat Dr. A. Eichinger, Pförten N.-L. [21 : 28]

Äther und Relativitätstheorie Von Gerd Nickel, Berlin-Lichtenrade. Mit 4 Abbild. [21 : 29]

Wilhelm Ostwalds Forschungen zur Farbenlehre. Von Dr. Hans Heller, Leipzig. Mit 6 Abbild. [20 : 9, 21 : 29]

Das Leuchten der Tiere. Von Dr. phil. nat. et med. Andre Pratje, Halle a. S. Mit 5 Abbild. [21 : 30]

Wie orientiert sich die Ameise? Von Dr. Hans Heller, Leipzig. [21 : 31]

Die chemischen Niederschläge des norddeutschen Diluviums. Von Prof. Dr. Ed. Zache, Berlin. [21 : 32]

Gedanken über die Entwicklung der menschl. Kultur und die Ausbreitung des Menschengeschlechts. Von Dr. K. Olbricht, Breslau. Mit 3 Kartenskizzen. [21 : 33]

Die biologischen Vorgänge im Boden. Von Priv.-Doz. Dr. Hans Wießmann, Berlin. [21 : 34]

Gesetz und Zufall in der Natur. (Vortrag, geh. im naturwiss. Verein Kiel.) Von Prof. O. Martienssen, Kiel. [21 : 35]

Gemeinschaftliche Zweckmäßigkeit, die Lösung des Problems der Dysteleologien. Von Herm. Kranichfeld, Oberlößnitz-Dresden. [21 : 36]

Was ist Pflanzenschutz? Von Reg.-Rat Dr. Martin Schwartz, Berlin-Dahlem. [21 : 37]

Dante und das Weltbild des Mittelalters. Von Dr. Viktor Engelhardt, Berlin-Friedenau. [21 : 37]

Zur Geschichte der Einführung der Papageien. Von Prof. Dr. Seb. Killermann, Regensburg. Mit 3 Abb. [21 : 38]

Neues über Maränen. Von Priv.-Doz. Dr. med. et phil. A. Willer, Königsberg i. Pr. [21 : 39]

Übersicht der organischen Sedimente nach biologischen Gesichtspunkten. Von Dr. H. Gams, München. [21 : 40]

Der hypothetische Weltäther. Von Studienrat W. Möller, Neustettin. [21 : 40]

Täuschende Ähnlichkeit mit Wespen und Bienen (Sphekoidie). Von Franz Heikertinger, Wien. [21 : 41]

Neuere Erfolge von Maxwells Theorie der Elektrizität. Von Dr. Karl Kuhn, Lohr a. Main. Mit 6 Abbild. [21 : 41]

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.









